Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität Basel

vorgelegt von

Samuel Schaub

aus Basel.

Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).

1907.

Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität Basel

vorgelegt von

Samuel Schaub

aus Basel.

ACAD. LUGD BAT. BIBL.

Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).

1907.

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. R. Burckhardt und Prof. Dr. F. Zschokke.

Basel, den 27. April 1907.

Prof. Dr. Zschokke,
Dekan.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 25. Abt. f. Anat. 1907.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Lebenslauf.

Ich, Samuel Schaub aus Basel, bin geboren den 13. April 1882 in Basel. Meine Eltern sind Samuel Schaub, Abwart aus Basel, verstorben 1906, und Lydia Schaub geb. Suter.

Meine Vorbildung genoß ich an der obern Realschule zu Basel in den Jahren 1896—1899. Nach bestandener Reifeprüfung immatrikulierte ich mich an der Universität Basel. Ich besuchte zunächst neben einzelnen Kollegien die Fachkurse zur Ausbildung von Primarlehrern und bestand 1901 das Primarlehrerexamen. Sodann widmete ich mich allgemein naturwissenschaftlichen Studien und erwarb 1903 das Lehrerdiplom für die mittlere Schulstufe. Von 1903—1907 arbeitete ich in dem unter der Direktion von Herrn Prof. Zschokke stehenden Zoologischen Institut der Universität als Schüler von Herrn Prof. Rud. Burckhardt, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist.

Während meiner Studien besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Dozenten: Prof. Bunge, Prof. Albr. Burckhardt, Prof. Rud. Burckhardt, Prof. Corning, Prof. Fichter, Dr. Flatt, Prof. A. Fischer, Dr. Griesbach, Prof. Hagenbach-Bischoff, Prof. Heman, Prof. Kollmann, Prof. Piccard, Prof. A. Riggenbach, Prof. W. Schimper †, Prof. C. Schmidt, Dr. Senn, Dr. Tobler, Prof. Wolff, Prof. Zschokke.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546418_0020

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Vorwort 2
B. Die postembryonale Entwicklung der äußern Körpergestalt 3
I. Einleitende Bemerkungen 3
II. Die Proportionen von *Ardea purpurea* 6
III. Die Proportionen von *Ardea cinerea* 13
IV. Die Proportionen von *Nycticorax griseus* 18
C. Die postembryonale Entwicklung der Fußbekleidung von *Ardea purpurea* 22
I. Die Fußbekleidung von Nestling II 22
II. Die Fußbekleidung von Nestling IV 24
D. Die postembryonale Entwicklung des Gefieders von *Ardea purpurea* 27
I. Einleitende Bemerkungen 27
II. Die Pterylose des Erwachsenen 33
III. Die Pterylose von Nestling II 50
IV. Die Veränderungen des Gefieders im Laufe der postembryonalen Entwicklung 61
V. Allgemeine Charakteristik des Nestkleides 70
VI. Die Mechanik der Federanordnung 72
VII. Die Puderdunen von *Ardea purpurea* und ihre Ontogenese 79
VIII. Zur vergleichenden Anatomie der Puderdunen . . 84
E. Zusammenfassung der Resultate 94

A. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ging von dem Gedanken aus, die Entwicklung eines Vogeltypus vom Moment des Ausschlüpfens bis zum erwachsenen Zustand in allen ihren Einzelheiten zu verfolgen und im Anschluß daran, ausgehend von diesem ersten Typus, die postembryonale Entwicklung einer möglichst großen Zahl verwandter Formen mit diesem zu vergleichen.

Diese Aufgabe wurde aber nur teilweise gelöst, indem nur die Entwicklung der äußern Körpergestalt und des Integuments von *Ardea purpurea* untersucht worden ist. Vergleiche mit verwandten Formen konnten nur in dem Abschnitt über die Proportionen gezogen werden.

Die Untersuchung des Federkleides förderte so empfindliche Lücken in unserer Kenntnis dieses Organs zutage, daß sich die Notwendigkeit ergab, diese Lücken vorerst nach Möglichkeit auszufüllen und erst auf Grund des neuen Tatbestandes die postembryonale Entwicklung des Gefieders festzustellen. Das Federkleid bot infolgedessen Stoff zu so eingehender Betrachtung, daß der pterylographische Abschnitt der Arbeit einen ganz unvorhergesehenen Umfang erreichte und darum auch ihren Hauptbestandteil bildet.

Zur Untersuchung gelangten:

1. Eine Serie von 4 Nestlingen von *Ardea purpurea.*
2. 2 erwachsene Exemplare von *Ardea purpurea.*
3. 2 Nestlinge und 1 erwachsenes Exemplar von *Ardea cinerea.*
4. 2 Nestlinge und 1 erwachsenes Exemplar von *Nycticorax griseus.*

Diese Vögel wurden einem umfangreichen Material entnommen, das mir Herr Prof. RUD. BURCKHARDT freundlichst zur Verfügung gestellt hatte und das mir auch Gelegenheit bot, mich über Nestvögel im allgemeinen zu orientieren.

Außerdem wurden noch verschiedene Vögel inbezug auf die Puderdunen untersucht. Sie sind am Anfang des betreffenden Kapitels aufgezählt.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. RUD. BURCKHARDT. Ich spreche ihm an dieser Stelle meinen wärmsten Dank für die vielen wertvollen Unterstützungen, die er mir bei der Ausführung derselben zuteil werden ließ, aus.

Ferner bin ich Herrn Prof. FR. ZSCHOKKE, dem Direktor der Zoologischen Anstalt, in welcher ich meine Arbeit ausführte, sowie

Herrn Dr. F. Sarasin für die freundliche Überlassung von Vergleichsmaterial aus dem Basler Museum, endlich Herrn Dr. Roux, Assistenten am Museum, zu besonderm Dank verpflichtet.

B. Die postembryonale Entwicklung der äufsern Körpergestalt.

I. Einleitende Bemerkungen.

Im Folgenden soll der Versuch gemacht werden, die Entwicklung der äußern Körpergestalt einiger Ardeiden zu verfolgen und zwar durch die Bestimmung der Wandlungen, welche die Proportionen im Laufe des postembryonalen Lebens erfahren.

Das Studium der Proportionen embryonaler Formen und ihre Vergleichung mit den Größenverhältnissen der Erwachsenen ist bisher gänzlich vernachlässigt worden. Wir kennen bis heute nur die Proportionsverschiebungen eines einzigen Vogels, *Rhinochetus jubatus*, durch die Monographie des Nestlings von R. Burckhardt. Außerdem gibt nur Studer in der Beschreibung der Nestvögel der Kerguelen einige Angaben über Flügelproportionen, die aber zu keinen weitern Schlußfolgerungen verwertet werden und auch nicht in allen Fällen den Proportionen der Erwachsenen gegenübergestellt werden.

Ich ließ es mir in erster Linie angelegen sein, eine Methode zu finden, welche gestattet, auf Grund weniger Messungen die Proportionen eines Vogels in ihren wesentlichen Zügen festzulegen. Die Messungen wurden auf solche Körperteile beschränkt, deren Grenzen ohne weiteres kenntlich sind. Die Proportionen des Rumpfskelets, obschon einzelne Maße, wie die Längen des Brustbeins und des Beckens, auch äußerlich wenigstens annähernd bestimmbar sind, wurden weggelassen. Die Veränderungen ihrer Größenverhältnisse werden nur durch Bestimmung ihrer Beziehungen zur Wirbelsäule verständlich und können nur richtig eingeschätzt werden, wenn das Skelet in seiner Gesamtheit als Ausgangspunkt für die Forschung dient.

Die Messungen wurden an allen Vögeln in derselben Weise durchgeführt, sodaß die unvermeidlichen Ungenauigkeiten bei sämtlichen Maßen annähernd gleichgroß sind und demnach für die Vergleichung außer Betracht fallen dürfen. Im übrigen muß ich, wie Fürbringer es getan hat, um eine möglichst freie Auffassung der gegebenen Zahlen bitten.

Fürbringer betont, daß absolute Zahlen nicht imstande sind,

einen anschaulichen Vergleich der Größenverhältnisse verschiedener Individuen zu ermöglichen. Er begegnet diesem Mangel dadurch, daß er sämtliche Maße auf die mittlere Länge eines Dorsalwirbels bezieht und somit Zahlen erhält, die ohne weiteres miteinander verglichen werden können.

Für unsere Zwecke war es unumgänglich notwendig, die Einheit, auf welche die Messungen zu beziehen sind, an dem gemessenen Individuum selbst zu bestimmen. Es gilt dies sowohl für Nestvögel als auch für Erwachsene, da es bei jenen fast unmöglich, bei diesen wenigstens sehr unwahrscheinlich ist, daß man Individuen von derselben Größe und demselben Alter erhält. Es mußte darum ein Weg gefunden werden, der erlaubte, die Dorsalwirbeleinheit ohne weitgehende Präparation des Skelets zu bestimmen. Es war dies aber nur möglich, wenn auf die Messung der Wirbelkörper verzichtet wurde und an ihrer Stelle die Länge der Spinalfortsätze gemessen wurde. Bei den Nestlingen genügte ein Einschnitt in die Haut, um die interspinalen Ligamente sichtbar zu machen, während es bei den ältern Vögln nötig war, die Muskulatur teilweise wegzupräparieren. Es wurden jeweils 4 Dorsalwirbel gemessen und daraus die mittlere Länge eines Wirbels berechnet. Die so erhaltene Einheit wird wohl kaum von der am Skelet gemessenen Dorsalwirbeleinheit wesentlich differieren, jedenfalls ersetzt sie diese vollkommen.

Um die Veränderungen der relativen Längen der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule und der Extremitäten möglichst anschaulich darzustellen, wurden diese Maße zu schematischen Zeichnungen der untersuchten Stadien zusammengestellt. An der Hand dieser Schemata läßt sich das relative Wachstum dieser Körperteile ohne weiteres ablesen.

Im folgenden Kapitel sollen zunächst die Proportionen von 3 verschiedenen Stadien von *Ardea purpurea* geschildert werden. Der darauf folgende Abschnitt über die Proportionsverschiebungen im Lauf der postembryonalen Entwicklung muß im großen ganzen ebenfalls auf eine Schilderung beschränkt werden, da an eine Deutung dieser Veränderungen noch kaum gedacht werden kann. Es läßt sich höchstens die Richtung angeben, in welcher die zukünftige Forschung diesem Ziel näher zu rücken imstande sein wird. Daß es möglich sein wird, bei genügendem Vergleichsmaterial eine große Zahl von Proportionsverschiedenheiten der Entwicklungsreihen physiologisch zu deuten, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ihre Deutung hat in erster Linie nach 2 Richtungen hin anzusetzen. Auf der

Tabelle I. *Ardea purpurea.*

Maße von 3 Nestlingen (N I, N III, N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

		N I		N III		N IV		E	
		mm	DV	mm	DV	mm	DV	mm	DV
1.	Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3	1	4	1	7,3	1	13,5	1
2.	Steiß – Schnabelspitze	140	43,3	182	45,6	355	48,6	710	52,6
3.	Kopflänge (dorsal)	47	15,6	60	15	102	14	170	12,6
4.	Kopfhöhe	19	6,3	27	6,2	32	4,4	33	2,4
5.	Schnabellänge (dorsal)	16	5,3	21	5,3	45	6	108	8
6.	Hinterer Rand des Ohres—Oberschnabelspitze	35	11,6	45	11,3	47	10,5	163	12,1
7.	Hinterrand der Nasenspalte—Oberschnabelspitze	12,5	4,2	18	4,5	35	4,8	97	7,2
8.	Umfang der Schnabelwurzel	33	11	38	9,5	50	6,8	60	4,4
9.	Umfang des Schnabels über dem Nasenloch	27	8,7	35	8,7	50	6,8	55	4
10.	Länge des Halses	47	15,6	73	18,2	160	22	380	29
11.	Mittlere Länge eines Halswirbels	2,5	0,82	3,8	0,96	8,5	1,16	20	1,48
12.	Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	41	13,6	53	13,2	90	12,3	150	11,1
13.	Länge des Oberarmes	17	5,8	30	7,5	62	8,5	130	9,6
14.	Länge des Unterarmes	17	5,8	27	6,9	55	7,5	155	11,5
15.	Länge der Hand	15	5	22	5,6	45	6,2	115	8,5
16.	Länge des Unterschenkels	22	7,5	37	8,7	65	8,9	160	11,8
17.	Länge des Laufes	17	5,6	22	5,6	45	6,2	105	7,8
18.	Länge von Zehe I	15,5	5,2	22	5,5	50	6,8	70	5,2
19.	Länge von Zehe II	16	5,3	25	6,2	62	8,7	97	7,2
20.	Länge von Zehe III	23	7,6	32	8,1	80	11	130	9,6
21.	Länge von Zehe IV	18	6	26	6,5	67	9,2	100	7,4

einen Seite wird es sich um Merkmale handeln, die bei Embryonalformen sich allgemein finden, andrerseits werden sich einzelne Eigentümlichkeiten der Proportionen auf die speziellen Bedürfnisse des Nestlebens zurückführen lassen. Erst nach Ausscheidung dieser Merkmale wird es möglich sein zu prüfen, ob einige der Größenverschiebungen genealogisch deutbar sind. Über die Proportionen von Embryonalformen im allgemeinen und von ältern Vogelembryonen im speziellen wissen wir leider noch gar nichts, da die bisherigen Arbeiten nur jüngere Stadien berücksichtigten. Wir werden uns darum darauf beschränken müssen, in den einzelnen Fällen anzudeuten, in welcher Richtung eine Erklärung zu suchen wäre.

Im Anschluß an die Proportionen von *Ardea purpurea* werden diejenigen von *Ardea cinerea* und *Nycticorax griseus* mit ihnen verglichen. Ziel dieses Kapitels ist weniger die Feststellung von Differenzen zwischen den Nestlingen der 3 Reiher, als die Herausarbeitung der allen gemeinsamen Proportionen und Wachstumsverschiebungen.

II. Die Proportionen von *Ardea purpurea*.

a) Die einzelnen Entwicklungsstadien.

Das am meisten in die Augen fallende Merkmal des erwachsenen Purpurreihers ist der Schlankwuchs des Tieres, der sich hauptsächlich in der großen Länge des Halses und in der auffallenden Streckung der Zehen äußert. In der Größe der letztern unterscheiden sich die Purpurreiher von allen übrigen Reihern, sodaß sie auf Grund dieses Merkmals schon als Genus *Phoyx* von *Ardea* abgetrennt worden sind.

Die folgenden Maße, die in der Tabelle I übersichtlich zusammengestellt sind, wurden an einem Exemplar von 13,5 mm Dorsalwirbeleinheit gefunden.

Der Kopf ist 170 mm oder 12,5 Dorsalwirbeleinheiten (DV) lang. Er verdankt diese Länge in erster Linie dem langen dünnen Schnabel, dessen dorsale Länge 105 mm beträgt. Er mißt also nicht weniger als $^3/_5$ der ganzen Kopflänge. Das Nasenloch liegt beinahe am hintern Schnabelende und ist 15 mm lang. Mehr als die Hälfte der Körperlänge entfällt auf den Hals. Von 52,6 DV nimmt er 29 DV in Anspruch, sodaß auf Kopf und Rücken zusammen noch 23,6 DV kommen. Die beiden letztern Abschnitte verhalten sich zueinander wie 1,1 : 1, d. h. der Kopf ist ein wenig länger als die

thoracocaudale Wirbelsäule. Nur wenig länger als der Hals ist der Flügel mit 29,6 DV Länge. Der freie Abschnitt der Hinterextremität steht mit 29,2 DV zwischen Hals und Flügel. Die absoluten Maße dieser Körperteile sind: Hals 380 mm, Hinterextremität 395 mm, Flügel 400 mm, sie differieren also nur um wenige Millimeter.

Der längste Abschnitt des Flügels ist der Unterarm, am kürzesten ist die Hand. An der Hinterextremität hat hingegen der Unterschenkel die größte Länge, während der Lauf 4 DV kürzer ist. Ungefähr die Mitte zwischen Lauf und Unterschenkel hält die Mittelzehe. Sie ist 2 DV länger als der Lauf. Die Reihenfolge der Zehen nach ihrer Länge geordnet, ist folgende: I = 5,2 DV; II = 7,2 DV; IV = 7,4 DV; III = 9,6 DV.

Ganz andere Proportionen zeigt N IV, ein Nestling von der Dorsalwirbeleinheit 7,3 mm. Das Tier läßt sich eben noch als Reiher erkennen, doch ähnelt der Kopf viel eher dem einer Rohrdommel als dem schlanken, fast pfriemenartigen Kopf des Purpurreihers.

Die Kopflänge beträgt 102 mm = 14 DV. Davon entfallen nur 6 DV, also weniger als die Hälfte, auf den Schnabel. Die Nasenspalte liegt 10 mm vor der Schnabelwurzel (beim Erwachsenen 11 mm), sodaß sie infolge der Verkürzung des Schnabels mehr in seine Mitte gerückt erscheint. Die Kopfhöhe verhält sich zur Kopflänge wie 1 : 2,3.

Der Hals tritt bei weitem nicht so stark hervor wie beim Erwachsenen. Er mißt nur 22 DV, d. h. weniger als die Hälfte der Gesamtwirbelsäule. Die thoracocaudale Wirbelsäule mißt wie der Kopf mehr DV als beim Erwachsenen, nämlich 12 DV. Die beiden Körperteile, Kopf und Rumpf, stehen noch in demselben Verhältnis zueinander wie bei diesem.

Der Flügel ist um weniges länger als der Hals (22,1 DV). Von seinen Abschnitten prävaliert der Oberarm mit 8,5 DV, am kürzesten ist die Hand.

Eigentümliche Proportionen zeigt die Hinterextremität. Ihr freier Abschnitt mißt 26 DV, ist also länger als Flügel und Hals. Von diesen 26 DV entfallen 11 DV auf die Mittelzehe, welche beinahe doppelt so lang ist wie der Lauf und relativ länger als beim Erwachsenen.

Das nächstjüngere Stadium N III mit 4 mm Dorsalwirbeleinheit zeigt in seinen Proportionen gar keine Anklänge mehr an den erwachsenen Purpurreiher. Der Kopf hat mit 15 DV eine bedeutende relative Größe. Nur ein Drittel dieser Länge entfällt auf den

kurzen gedrungenen Schnabel, in dessen Mitte die Nasenspalte liegt. Kopfhöhe und Kopflänge verhalten sich wie 1 : 2,2. Der Hals hat eine bedeutende Reduktion erfahren, indem er nur noch 18,2 DV mißt. Dagegen ist die Rumpfwirbelsäule relativ länger als bei N IV. Thoracocaudale Wirbelsäule und Kopf stehen in demselben Verhältnis wie bei den ältern Stadien, ebenso Flügel und Hals. Der längste Abschnitt der Vorderextremität ist der Oberarm, wenig kürzer ist der Unterarm, die geringste Länge besitzt die Hand. Die freie Hinterextremität mißt 22,4 DV. Davon entfallen 8,1 DV auf die 3. Zehe, 5,6 DV auf den Lauf und 8,7 DV auf den Unterschenkel. Die Zehen sind relativ viel kürzer als bei N IV.

Die beiden jüngsten Nestlinge stimmen in ihren Proportionen beinahe überein. Der ältere hat eine Dorsalwirbeleinheit von 3,2 mm, der jüngere eine solche von 3 mm. Ich beschränke mich deshalb auf die Beschreibung des jüngsten Stadiums N I.

Der etwa 2 Tage alte Nestling ist ein komisches Geschöpf, anscheinend nur aus dem Rumpf und dem ihm durch seinen Dunenschopf an Größe nicht nachstehenden Kopf bestehend (s. Taf. 1).

Der Kopf zeigt in seiner relativen Größe eine geringe Zunahme gegenüber N III. Der Hals mißt bloß 15,6 DV, also 13,4 DV weniger als beim Erwachsenen. Die thoracocaudale Wirbelsäule verhält sich auch hier zum Kopf wie 1 : 1,1, ist aber nur 2 DV kürzer als der Hals, der dieselbe Länge hat wie der Kopf.

Der Flügel mißt 16,6 DV, ist also wie bei den ältern Stadien etwas länger als der Hals. Oberarm und Unterarm sind gleich lang, die Hand ist etwas kürzer. Die Länge der freien Hinterextremität beträgt 20,7 DV. Davon entfällt mehr als ein Drittel auf die Mittelzehe, welche schon bei diesem Stadium eine bedeutende Länge hat. Wie beim Erwachsenen ist sie 2 DV länger als der Lauf.

b) Die Proportionsverschiebungen während der Entwicklung.

Wie sich schon aus der Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien ersehen läßt, sind die Veränderungen der Proportionen während des postembryonalen Lebens ganz gewaltige. In welcher Weise diese Verschiebungen vor sich gehen, soll im Folgenden des Nähern besprochen werden (vgl. Fig. A).

Das Wachstum eines Körperteils drücke ich aus durch einen Wachstumsquotienten (Wq), der nach folgender Formel gefunden wurde:

$$\frac{\text{El}}{\text{E DV}} : \frac{\text{Nl}}{\text{N DV}} = x : 1$$

wobei 1 die absolute, DV die auf einem Dorsalwirbel bezogene Länge des betreffenden Körperteils bedeutet. El und E DV sind die Maße des Erwachsenen, Nl und N DV diejenigen des jüngsten Nestlings. Dieser Quotient gibt also an, wieviel mal mehr ein Körperteil an Länge zunimmt als ein Dorsalwirbel.

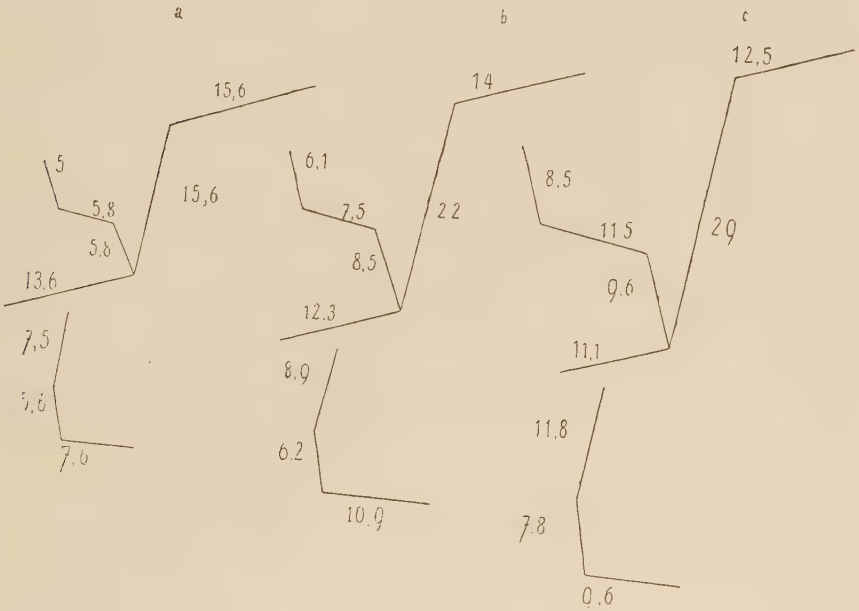

Fig. A. *Ardea purpurea.*

Schematische Darstellung der Proportionen von 3 Entwicklungsstadien.

a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 7,3 mm. c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 13,5 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Die Wirbelsäule (Steiß—Schnabelspitze) zeigt eine konstante Zunahme, sie wächst von 43 DV auf 53 DV. Ihr Wq ist demnach 1,2. Ihre einzelnen Abschnitte verhalten sich aber ganz verschieden. Die relative Größenzunahme ist nämlich allein durch die starke Streckung des Halses bedingt. Die Wq der Abschnitte sind:

Kopf	0,8
Hals	1,8
Rumpf	0,8

Der Hals wächst demnach fast doppelt so rasch wie ein Dorsalwirbel, während die übrigen Teile beim Erwachsenen weniger DV messen als beim Nestling, also langsamer wachsen. Die mittlere Länge eines Halswirbels wächst von 0,82 DV auf 1,48 DV.

Die Rumpfwirbelsäule zeigt in ihrem vordern Abschnitt, den Dorsalwirbeln, stärkeres Wachstum als im lumbosacralen Teil. Ersterer hat den Wq 1, die ganze thoracocaudale Wirbelsäule hingegen nur 0,8. Es tritt also während des postembryonalen Lebens insofern eine Verschiebung ein, als die 4 Dorsalwirbel nach und nach einen größern Teil der Rumpfwirbelsäule in Anspruch nehmen, nämlich beim jüngsten Nestling etwas weniger, beim Erwachsenen etwas mehr als ein Drittel der thoracocaudalen Wirbelsäule.

Der Wq des Kopfes ist trotz der augenfälligen Streckung des Schnabels nur 0,8. Gehirnkapsel + Augen und Schnabel verhalten sich gerade entgegengesetzt. Jene dominieren beim Nestling und treten während der Entwicklung mehr und mehr zurück, dieser wächst dagegen zu bedeutender Länge heran. Sein Wq ist 1,5. Die relative Abnahme der gesamten Kopflänge ist demnach auf die relative Abnahme von Gehirn und Augen zurückzuführen. Die Gewichtsverhältnisse der beiden Teile des Kopfes sind folgende:

	N II	E
Gewicht von Gehirn + Augen	3,53 g	8,2 g
Gewicht der übrigen Kopfteile	5,2 „	37,5 „

Die Prävalenz von Gehirn und Augen über die übrigen Teile des Kopfes ist eine allgemeine Eigenschaft embryonaler Formen, die in der frühzeitigen Ausbildung jener Teile ihre Erklärung findet. Es scheint, daß diese embryonalen Proportionen bei Vögeln auffallend lange beibehalten werden.

Sehr deutlich läßt sich die starke Beteiligung der Schädelkapsel bei der Umgestaltung des Kopfes an der Länge Ohr—Schnabelspitze erkennen. Diese wächst in den ersten Entwicklungsperioden langsamer als ein Dorsalwirbel und zeigt erst von N IV bis E eine Zunahme an Dorsalwirbeleinheiten, während die dorsale Schnabellänge schon von N III—N IV relativ zunimmt. Die zwischen Ohr und Schnabelwurzel liegende Partie der Schädelkapsel verzögert also die relative Zunahme jener Länge beträchtlich.

Das Wachstum des Schnabels selbst ist keineswegs einheitlich. Vielmehr verhalten sich die Abschnitte vor und hinter dem Nasenloch völlig verschieden. Der Wq des vor diesem gelegenen Teiles ist 1,7, also größer als der des ganzen Schnabels. Hieraus ergibt sich ein relativ geringes Wachstum des Schnabelgrundes, das sich darin äußert, daß beim Nestling die Distanz Nasenloch—Schnabelwurzel nur wenig kürzer ist als beim Erwachsenen. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß das Nasenloch bei diesem am Hinterende des Schnabels liegt, bei jenem aber in seiner Mitte. Die Streckung der Schnabelspitze erfolgt erst in einer verhältnismäßig späten Periode des Nestlebens (N IV—E). Der relative Umfang des Schnabels nimmt während der Entwicklung allmählich ab, mit einiger Beschleunigung in den spätern Perioden.

Von besonderm Interesse ist die Tatsache, daß Kopflänge und Rumpfwirbelsäule während der ganzen postembryonalen Entwicklung in demselben Verhältnis stehen. Beide haben denselben Wachstumsquotienten, wachsen also gleich rasch. Etwas ähnliches zeigt sich bei der Vergleichung von Flügel und Hals. Beide haben den Wq 1,8, beide stehen während der ganzen Entwicklung in demselben Verhältnis. Die Wq der einzelnen Flügelabschnitte sind:

Hand	1,7
Unterarm	2
Oberarm	1,6

Der Unterarm eilt in den spätern Perioden der Entwicklung den andern Teilen im Wachstum voraus, sodaß er beim Erwachsenen den längsten Abschnitt des Flügels bildet, während bei den Nestlingen der Oberarm die größte Länge hat.

Die Bedeutung des großen Wachstumsquotienten der Vorderextremität erfährt eine Beleuchtung durch den Vergleich von *Ardea purpurea* und *Rhinochetus*. Bei diesem beträgt der nach unserer Formel berechnete Wq des Flügels bloß 1,4. Nun ist aber der Kagu ein Vogel mit unzweifelhaft reduziertem Flugvermögen, während der Reiher sehr gut fliegt. Es scheint demnach, daß kleinere Wachstumsquotienten des Flügels ein Merkmal geringerer Flugfähigkeit bilden können, doch läßt sich die Frage bei dem geringen Vergleichsmaterial noch nicht beantworten. Zutreffend wird die obige Deutung jedenfalls nur in solchen Fällen sein, wo die Unfähigkeit zum Fliegen sich bereits in einer Reduktion der Flügellänge kund gibt. Im übrigen ist sehr beachtenswert, daß der Wachstumsquotient des

Flügels viel größer ist als der der freien Hinterextremität, während beide beim Erwachsenen gleichlang sind. Dies weist darauf hin, daß das Hauptwachstum der letztern in eine frühere Periode fällt als das des Flügels. Die Folge davon ist, daß die Hinterextremität beim Nestling prävaliert, die Vorderextremität aber als ontogenetisch retardiert erscheint.

Der Wachstumsquotient der freien Hinterextremität ist 1,4. Sie wächst um ca. 8 DV. Davon entfallen 2 DV auf die Mittelzehe, 2 DV auf den Lauf und 4 DV auf den Unterschenkel. Die Wq dieser Abschnitte sind:

Unterschenkel	1,6
Lauf	1,4
Mittelzehe	1,3

Der Unterschenkel wächst am stärksten am Anfang und am Ende der postembryonalen Entwicklung. Zwischen den Stadien N III und N IV ist sein Wq = 1. Der Lauf erfährt erst in den spätern Perioden eine wesentliche Streckung.

Eigentümliche Wachstumsverhältnisse haben die Zehen. In den ersten Perioden des Nestlebens zeigen sie eine konstante Zunahme an Dorsalwirbeleinheiten. So ist z. B. der Wq der Mittelzehe von N I—N IV = 1,4. Bei N IV hat aber diese rasche Streckung ihren Höhepunkt erreicht und der Wq sinkt von da an unter 1. Für die Mittelzehe ist er von N IV—E bloß 0,8.

Aus den Beschreibungen des Nestlebens der Reiher durch NAUMANN und BREHM scheint hervorzugehen, daß die ältern Nestlinge sich nicht nur zeitweise am Rande des Horstes aufhalten, sondern diesen oft völlig verlassen und die umliegenden Äste zu ihrem Standpunkt wählen. Diese Gewohnheit setzt aber voraus, daß die Zehen bereits so kräftig entwickelt sind, daß sie dem noch nicht flugfähigen Tier einen sichern Halt gewährleisten können. Ich möchte deshalb in der frühzeitigen Streckung der Zehen eine Anpassungserscheinung an das Nestleben erblicken. Entscheiden läßt sich die Frage aber erst, wenn Entwicklungsreihen anderer Vögel, die unter andern Bedingungen aufwachsen, gemessen worden sind.

Das postembryonale Wachstum des Purpurreihers läßt sich nach dem Obigen folgendermaßen charakterisieren:

Stärkeres Längenwachstum als ein Dorsalwirbel besitzen: Hals, Flügel, Unterschenkel, Lauf und in den frühen Perioden auch die Zehen.

Weniger als ein Dorsalwirbel wachsen: Kopf, Rumpfwirbelsäule und in den spätern Perioden die Zehen.

Hieraus ergibt sich: Kopf und Rumpf prävalieren auffallend beim Nestling. Die Extremitäten und der Hals treten ganz in den Hintergrund. Während der Entwicklung machen sich diese Körperteile immer mehr geltend und überflügeln Kopf und Rumpfwirbelsäule. Flügel und Hals sowie Kopf und Rumpfwirbelsäule stehen immer im gleichen Verhältnis, laufen also einander parallel.

Bei dem allmählichen Hervortreten der Extremitäten wird zunächst das Hauptgewicht auf die Streckung des Oberarms und der Zehen verlegt. Die letztern eilen in ihrem Wachstum den übrigen Extremitätenabschnitten weit voraus, später aber wachsen sie nur noch proportional der Rumpfwirbelsäule, während der Zeit nämlich, in der der Unterarm seine größte Streckung erfährt.

III. Die Proportionen von *Ardea cinerea*.

(Vgl. Tab. II und Fig. B.)

a) Die einzelnen Entwicklungsstadien.

Der erwachsene Fischreiher ist ein viel stattlicherer Vogel als der Purpurreiher. Die Dorsalwirbeleinheit des von mir untersuchten Exemplars betrug 16,7 mm. In den Proportionen unterscheidet er sich von seinem Verwandten durch folgende Punkte: Der Hals ist kürzer als die halbe Wirbelsäule. Von 50 DV entfallen auf ihn nur 23 DV. Dagegen ist die thoracocaudale Wirbelsäule relativ länger als beim Purpurreiher, sodaß der Vogel schon auf den ersten Blick viel gedrungener gebaut erscheint als dieser. Der Kopf mißt bei beiden gleichviel Dorsalwirbeleinheiten, hat aber verschiedene Proportionen. Der Schnabel von *Ardea cinerea* mißt nur wenig mehr als die halbe Kopflänge, ist demnach bedeutend kürzer als derjenige von *Ardea purpurea*. Ferner ist bei jenem das Nasenloch etwas weiter caudal verlegt als bei diesem, sodaß es beinahe die Schnabelwurzel erreicht.

Der Flügel mißt 31,6 DV, ist also bedeutend länger als der Hals. Wie beim Purpurreiher steht die freie Hinterextremität mit 25,8 DV zwischen Hals und Flügel, ist aber um 3 DV kürzer als bei diesem, was hauptsächlich durch die kürzere Mittelzehe bedingt wird. Setzen wir die Länge des Laufes = 1, so ist die Länge der Mittelzehe bei *Ardea purpurea* 1,2, bei *Ardea cinerea* 0,8.

Tabelle II. *Ardea cinerea.*

Maße von 2 Nestlingen (N I und N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

		N I		N IV		E	
		mm	DV	mm	DV	mm	DV
1.	Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3,9	1	8	1	16,7	1
2.	Kopflänge (dorsal)	53	13,6	101	12,6	209	12,5
3.	Kopfhöhe	20	5,1	35	4,4	39	2,5
4.	Schnabellänge (dorsal)	16,5	4,2	38	4,7	114	6,8
5.	Ohr—Schnabelspitze	36	9,2	76	9,5	183	10,9
6.	Hinterrand der Nasenspalte—Oberschnabelspitze	15,5	4	34	4,3	111	6,6
7.	Umfang der Schnabelwurzel	32	8,2	71	8,9	76	4,5
8.	Umfang des Schnabels über dem Nasenloch	26	6,7	55	6,9	64	3,8
9.	Länge des Halses	61	15,6	159	19,8	380	22,8
10.	Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	65	16,7	125	15,1	257	14,2
11.	Länge des Oberarmes	22,5	5,8	63	7,9	180	10,8
12.	Länge des Unterarmes	21	5,4	53	6,6	197	11,8
13.	Länge der Hand	19	4,9	47	5,9	150	9
14.	Länge des Unterschenkels	29	7,4	66	8,3	177	10,6
15.	Länge des Laufes	18	4,6	50	6,3	142	8,5
16.	Länge von Zehe I	12	3,1	33	4,1	53	3,2
17.	Länge von Zehe II	16	4,1	49	6,1	83	5
18.	Länge von Zehe III	19	4,9	60	7,5	112	6,7
19.	Länge von Zehe IV	17	4,4	53	6,6	90	5,4

Dem Stadium N IV von *Ardea purpurea* entspricht in der äußern Erscheinung ziemlich genau ein Nestling von *Ardea cinerea* mit der Dorsalwirbeleinheit 8 mm. Seine Größenverhältnisse weichen in folgenden Punkten von ersterm ab: Kopf und Hals sind relativ kürzer, die thoracocaudale Wirbelsäule dagegen um 3 DV länger. Am Kopf finden wir dieselben Unterschiede wie beim Erwachsenen.

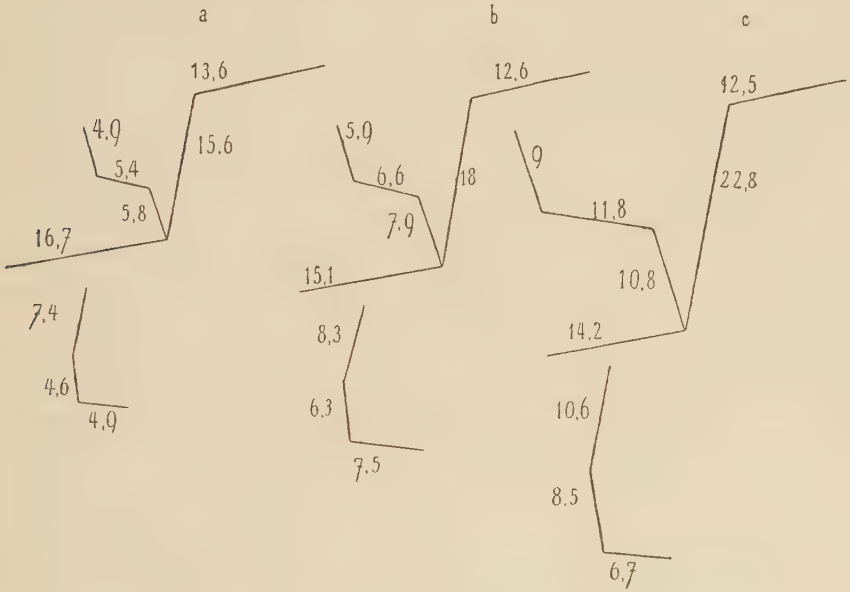

Fig. B. *Ardea cinerea.*

Schematische Darstellung der Proportionen von 3 Entwicklungsstadien.

a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3,9 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 8 mm. c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 16,7 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Der junge Fischreiher besitzt einen relativ kürzern Schnabel, an welchem das Nasenloch mehr der Schnabelwurzel genähert ist. Der Flügel mißt 20,4 DV, ist also 2,4 DV länger als der Hals. Die Hinterextremität ist mit 22,1 DV auch hier länger als Hals und Flügel. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf, doch nicht in dem Maße wie bei N IV von *Ardea purpurea.* Auch die Längen von Lauf und Unterschenkel differieren nicht so sehr wie bei diesem.

Der jüngste Nestling von *Ardea cinerea* mit der Dorsalwirbeleinheit 3,9 mm entspricht dem Stadium N I von *Ardea purpurea.*

Der Größenunterschied zwischen beiden Arten macht sich bekanntlich schon in den Dimensionen des Eies geltend, der Fehler wird daher nicht allzugroß sein, wenn wir beide Stadien trotz ihrer verschiedenen Dorsalwirbeleinheiten als gleich alt auffassen.

Ardea cinerea unterscheidet sich auf diesem Stadium von *Ardea purpurea* durch den kürzern Kopf und die längere Rumpfwirbelsäule. Schnabel und Nasenloch zeigen bereits die für den Erwachsenen typischen Verhältnisse. Der Flügel nähert sich mit 16,1 DV der Länge des Halses und ist ungefähr gleichlang wie bei *Ardea purpurea*. Dagegen sind Lauf und Mittelzehe viel kürzer, wodurch die freie Hinterextremität auf 16,9 DV sinkt, gegenüber 21 DV beim Nestling der Purpurreihers. Das Verhältnis von Zehe III zum Lauf ist bei letzterm 1,4 : 1, beim Fischreiher aber 1,1 : 1.

Von den specifischen Merkmalen, welche den erwachsenen Fischreiher vom Purpurreiher unterscheiden, sind nach den obigen Angaben bei dem jüngsten Nestling von *Ardea cinerea* bereits vorhanden:

1. Der kürzere Schnabel.
2. Die mehr caudal verschobene Lage des Nasenlochs.
3. Die längere Rumpfwirbelsäule.
4. Die kürzere Mittelzehe.

In der Halslänge differieren die beiden Nestlinge noch nicht, die großen Unterschiede zwischen den Extremitäten einerseits und dem Hals andrerseits sind deshalb noch nicht ausgebildet. Außerdem unterscheiden sich die beiden Nestlinge in der Kopfgröße. Dieses Merkmal geht aber im spätern Alter völlig verloren.

Beiden Nestlingen gemeinsam sind folgende Proportionen:

1. Die Annäherung der relativen Längen von Kopf, Hals und Rumpf, wobei der Hals im Verhältnis zum Erwachsenen kurz, Kopf und Rumpf aber groß sind.

2. Die geringe Ausbildung des Gesichtsschädels gegenüber dem cerebralen Teil.

3. Flügel und Hals sind annähernd gleichlang.

4. Oberarm und Unterarm sind annähernd gleichlang, die Hand ist etwas kürzer.

5. Die Hinterextremität ist länger als der Flügel.

6. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf.

Es ergibt sich also, daß die Nestlinge von *Ardea purpurea* und *Ardea cinerea* bereits Unterschiede in den Proportionen aufweisen,

welche sie sofort als zu verschiedenen Species gehörig erkennen lassen. Diese Unterschiede sind großenteils solche, welche schon für die Erwachsenen charakteristisch sind, daneben kommen aber auch Differenzen vor, welche sich nur bei den Nestlingen finden und später verschwinden. Von den specifischen Unterscheidungsmerkmalen der Erwachsenen findet sich hingegen ein großer Teil bei den Nestlingen nicht ausgebildet, und zwar ist hierher gerade jenes Merkmal zu zählen, welches die Verschiedenheit der Proportionen der beiden Reiher in erster Linie bedingt, nämlich die ungleiche Halslänge.

b) Die Proportionsverschiebungen.

Die Differenzen in den Proportionsverschiebungen der beiden Reiher lassen sich am besten an Hand einer Nebeneinanderstellung der Wachstumsquotienten, wie sie in Tabelle III gegeben ist, diskutieren.

Es ergeben sich daraus folgende Unterschiede im Wachstum von *Ardea cinerea* gegenüber *Ardea purpurea*: Kopf und Rumpf wachsen stärker und erreichen beinahe das Wachstum eines Dorsalwirbels. Der Hals hat einen kleinern Wachstumsquotienten. Der Schnabel ist schon beim Nestling kürzer und bleibt es während der ganzen Entwicklung. Sein Wq übertrifft aber denjenigen des Schnabels von *Ardea purpurea*.

Der Flügel hat den Wq 2, wächst also etwas mehr als beim Purpurreiher. Ob diese Differenz bereits als ein Merkmal verschiedenen Flugvermögens bei den beiden Reihern anzusehen ist, ist sehr fraglich. Aus den mir bekannten Beschreibungen ihrer Lebensweise ist zu entnehmen, daß *Ardea purpurea* eher leichter fliegt als der Fischreiher, was also darauf hindeuten würde, daß solche Differenzen in den Wachstumsquotienten der Flügel durch andere Faktoren bedingt werden.

Von den Abschnitten des Flügels übertrifft der Oberarm an Zunahme die Hand.

Die Hinterextremität ist beim Nestling von *A. cinerea* unverhältnismäßig kurz. Es ist deshalb nicht zu verwundern, daß ihr Wq denjenigen von *A. purpurea* übertrifft. Der Unterschenkel nimmt zwar weniger zu als beim Purpurreiher, dafür aber hat die Mittelzehe und insbesondere der Lauf einen größern Wachstumsquotienten. Für den letztern Abschnitt beträgt er nicht weniger als 1,8.

Beiden Reihern gemeinsam sind folgende Wachstumserscheinungen: Kopf und Rumpf wachsen weniger als ein Dorsalwirbel, der Hals hingegen mehr. Der Wq des Schnabels ist viel größer als 1, Gehirn + Augen zeigen also eine gewaltige Abnahme. Der Flügel hat einen sehr großen Wq, von seinen Abschnitten streckt sich der Unterarm am stärksten. Die Hinterextremität nimmt weniger zu als der Flügel. Das Wachstum der Zehen ist zunächst stärker als das eines Dorsalwirbels, in den spätern Perioden der postembryonalen Entwicklung sinkt ihr Wq hingegen unter 1.

Tabelle III.

Wachstumsquotienten von *Ardea purpurea*, *Ardea cinerea* und *Nycticorax*.

	A. p.	*A. c.*	*N.*
Kopf	0,8	0,98	0,8
Hals	1,8	1,5	1,3
Thoracocaudale Wirbelsäule	0,8	1,9	0,7
Schnabel	1,5	1,6	1,4
Flügel	1,8	2	1,6
Hand	1,7	1,8	1,5
Unterarm	2	2,2	1,8
Oberarm	1,6	1,9	1,5
Hinterextremität	1,4	1,5	1,1
Unterschenkel	1,6	1,4	1,0
Lauf	1,4	1,8	1,1
Mittelzehe	1,3	1,4	1,1

IV. Die Proportionen und die Wachstumsverschiebungen von *Nycticorax griseus*.

(Vgl. Tabelle IV und Fig. C.)

Der Vergleich des erwachsenen *Nycticorax* mit den beiden Tagreihern ergibt folgende Differenzen in den Proportionen: Der Kopf zeigt dieselbe relative Länge wie bei den Tagreihern, hingegen ist der Hals viel kürzer. Der Rumpf steht etwa in der Mitte zwischen *A. purpurea* und *A. cinerea*, der Schnabel ist etwas kürzer als beim Fischreiher. Der Flügel mißt nur 28,1 DV, also weniger als beim Purpurreiher; dasselbe gilt von der Hinterextremität, deren relative Länge nur 23,3 DV beträgt. Die Abschnitte des Flügels stimmen am ehesten mit *A. purpurea* überein, nur ist der Unterarm etwas kürzer. Die Mittelzehe steht in der Mitte zwischen denjenigen der beiden Tagreiher.

Von diesen Differenzen läßt sich beim jüngsten Nestling von *Nycticorax* nur der kürzere Hals mit Sicherheit nachweisen. Der Schnabel steht noch innerhalb der bei den Tagreihern möglichen Grenzen, die Vorderextremität ist nicht kürzer, sondern eher länger als bei diesen, dasselbe gilt für die Hinterextremität. Dagegen sind folgende Proportionsdifferenzen gegenüber den Nestlingen der beiden

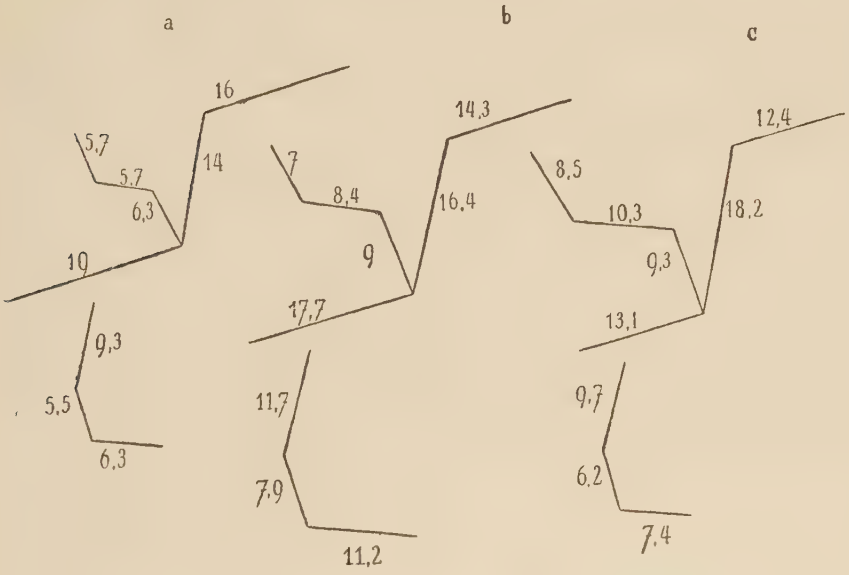

Fig. C. *Nycticorax griseus.*

Schematische Darstellung der Proportion von 3 Entwicklungsstadien.

a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 7 mm. c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 11,8 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Tagreiher zu verzeichnen: 1. Kopf, Hals und Rumpflängen sind einander nicht angenähert; Kopf und Rumpf übertreffen den Hals an relativer Länge, letzterer am meisten. 2. Der Flügel ist bedeutend länger als der Hals, von seinen Abschnitten sind Unterarm und Hand gleichlang, der Oberarm ist am kürzesten.

Allen 3 untersuchten Reihernestlingen sind demnach folgende Merkmale gemeinsam:

1. Die geringe Ausbildung des Gesichtsschädels gegenüber dem cerebralen Teil.

Tabelle IV. *Nycticorax griseus.*

Maße von 2 Nestlingen (N I und N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

		N I		N IV		E	
		mm	DV	mm	DV	mm	DV
1.	Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3	1	7	1	11,8	1
2.	Kopflänge (dorsal)	48	16	100	14,3	146	12,4
3.	Kopfhöhe	19	6,3	35	5	45	3,8
4.	Schnabellänge (dorsal)	14	4,7	43	6,1	77	6,5
5.	Ohr—Schnabelspitze	30	10	82	11,7	131	11,1
6.	Hinterrand der Nasenspalte—Schnabelspitze	9	3	36,5	5,2	71	6
7.	Umfang der Schnabelwurzel	35	11,7	53	7,6	69	5,8
8.	Länge des Halses	42	14	115	16,4	215	18,2
9.	Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	57	19	124	17,7	155	13,1
10.	Länge des Oberarmes	19	6,3	63	9	110	9,3
11.	Länge des Unterarmes	17	5,7	59	8,4	122	10,3
12.	Länge der Hand	17	5,7	48	7	100	8,5
13.	Länge des Unterschenkels	28	9,3	82	11,7	115	9,7
14.	Länge des Laufes	16,5	5,5	55	7,9	73	6,2
15.	Länge der Mittelzehe	20,5	6,8	78,5	11,2	86	7,4

2. Die Hinterextremität ist länger als die Vorderextremität.
3. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf.

Aus dem Vergleich der Wachstumsquotienten von *Nycticorax* mit denjenigen der Tagreiher in Tabelle III ergibt sich, daß Kopf und Rumpf ebenfalls weniger zunehmen als ein Dorsalwirbel, daß der Hals aber mehr wächst. Der Wq des letztern ist aber viel geringer als bei den Tagreihern. Auffallend ist die relative Größe des Rumpfes beim Nestling. Seine Länge nimmt während des postembryonalen Lebens um 6 DV ab, was auf eine gewaltige Verkürzung der lumbosacralen Region zugunsten der Dorsalwirbel schließen läßt. Der Wq des Flügels ist bei *Nycticorax* bloß 1,4, also gleichgroß wie bei *Rhinochetus*. Da der Nachtreiher ohne Zweifel ein viel besserer Flieger ist als der Kagu, so zeigt diese Übereinstimmung, daß das postembryonale Wachstum des Flügels dem Flugvermögen nicht proportional ist. Daß *Nycticorax* einen viel kleinern Wq hat als die Tagreiher, rührt jedenfalls daher, daß der Flügel sich schon während des Embryonallebens mehr entwickelt hat, als es bei diesen der Fall ist, und daß deshalb nur ein geringer Teil seines Wachstums in die von uns untersuchte postembryonale Periode fällt. Es muß bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, daß das embryonale Wachstum der Vögel möglicherweise so verschiedenartig abläuft, daß die Voraussetzung, eben ausgeschlüpfte Junge seien ohne weiteres vergleichbare Stadien, nur in sehr unvollkommener Weise zutrifft. Vielleicht hängt die postembryonale Entwicklung in ganz ungeahnter Weise von der fötalen Entwicklung ab. Jedenfalls kann nur auf Grund einer genauen Kenntnis der Embryonalentwicklung an eine physiologische oder genealogische Deutung des postembryonalen Wachstums gedacht werden, und diese Grundlage wird nur durch genaue vergleichend embryologische Studien geschaffen werden.

Das Wachstum der Hinterextremität übertrifft nur wenig dasjenige eines Dorsalwirbel. Der Unterschenkel hat den Wq 1, Lauf und Mittelzehe dagegen 1,1. Auch die Hinterextremität ist demnach embryonal so weit vorgebildet, daß nur ein kleiner Teil ihres Wachstums postembryonal beobachtet werden kann. Äußerst interessant ist aber ihr Verhalten während dieses Wachstums. Sie mißt nämlich bei einem ältern, ziemlich genau dem Stadium N IV von *Ardea* entsprechenden Nestling nicht weniger als 30,8 DV. Ihr Wq ist also in der ersten Hälfte des postembryonalen Lebens größer als 1. Während bei den Tagreihern diese Verhältnisse nur für die

Zehen charakteristisch sind, nehmen beim Nachtreiher alle Abschnitte der Hinterextremität an diesem unregelmäßigen Wachstum teil, allerdings tut es auch bei ihm die Mittelzehe in verstärktem Maße. In den Schilderungen des Nestlebens von *Nycticorax* wird besonders hervorgehoben, daß die Nestlinge auf dem Baum, der das Nest trägt, herumklettern. Es ist demnach wohl möglich, daß sie mehr außerhalb des Nestes leben als die jungen Tagreiher und deshalb auf eine möglichst frühe Ausbildung der Hinterextremität angewiesen sind.

Den von uns untersuchten Reihern sind nach den obigen Vergleichen folgende Wachstumsverhältnisse gemeinsam:

Kopf und Rumpfwirbelsäule wachsen weniger als ein Dorsalwirbel. Beim Kopf wird dieses geringe Wachstum verursacht durch die relative Abnahme des Gehirnteiles zugunsten des rascher als ein Dorsalwirbel wachsenden Schnabels. Die Extremitäten und der Hals haben ein größeres Längenwachstum als ein Dorsalwirbel. Die Hinterextremität wird dabei immer von der Vorderextremität übertroffen. Von den Abschnitten der letztern wächst der Unterarm am stärksten. An der Hinterextremität zeigen mindestens die Zehen insofern ein anormales Verhalten, als sie zunächst das Wachstum eines Dorsalwirbels übertreffen, später aber hinter ihm zurückbleiben.

C. Die postembryonale Entwicklung der Fußbekleidung von *Ardea purpurea*.

I. Die Fußbekleidung von Nestling II.

(Vgl. Fig. D.)

Etwa 8 mm über dem Intertarsalgelenk hört die Befiederung des Unterschenkels auf. Auf seiner Vorderseite ist die Haut zunächst durch etwa 5 Querfalten gegliedert, zwischen denen eine größere Zahl von Längsfältchen verlaufen, welche die Haut in unregelmäßige Felder einteilen. Wirkliche Schuppen finden sich aber an dieser Stelle nirgends angedeutet. Erst unterhalb des Intertarsalgelenks treten die äußerst feinen Konturen der Laufschuppen auf. Wie beim Erwachsenen (vgl. dazu Fig. F) liegen sie in einer Reihe, welche proximal auf der Vorderseite des Laufes beginnt und mit ihren

distalen Gliedern allmählich auf seine laterale Fläche hinübergreift. Im Gegensatz zum Erwachsenen, wo diese Reihe aus 14 wohl ausgebildeten Schuppen besteht, kann ich beim Nestling II bloß deren 9 erkennen. Medial von ihnen liegen kleinere polygonale Felder, ebenso gegen das distale Laufende hin. Über den Gelenken ver-

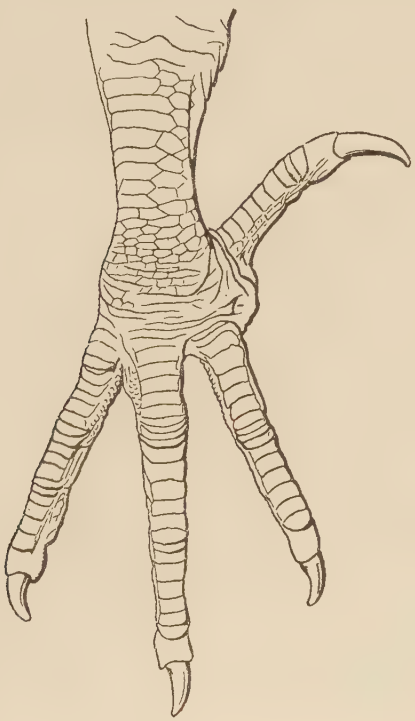

Fig. D. *Ardea purpurea.*
Vorderseite des Fußes von Nestling II. 2 : 1.

schwinden die Schuppen wieder, indem ihre Konturen schwächer werden und allmählich durch Querfalten verdeckt werden, welche vom Ansatz der ersten Zehe her das distale Ende des Laufes umfassen. Die kleinen polygonalen Schilder, welche die entsprechende Stelle beim Erwachsenen in mehreren Querreihen bedecken, sind noch nicht sichtbar.

Die Vorderseite der Zehen ist mit je einer Reihe von Querschildern bedeckt. Wie beim Erwachsenen sind sie über den Ge-

lenken zusammengedrängt, zeigen aber noch nicht die beinahe quadratischen Umrisse, sondern sind in allen Fällen breiter als lang. Sodann treten sie in viel geringerer Zahl auf als beim Erwachsenen (vgl. Tab. V).

Neben diesen Schildern ist die Haut im Bereiche der ersten Phalangen etwas gekörnelt.

Die Krallen sind an sämtlichen Zehen noch sehr kurz, doch ist diejenige der 1. Zehe bereits beträchtlich größer als die andern. Ihre Kanten und Spitzen sind nirgends ausgebildet, die Zähnelung der 3. Kralle ist sogar nicht einmal angedeutet.

Auf der Hinterseite des Fußes zeigt das distale Unterschenkelende ein System von Querfalten, zwischen welche sich vom Intertarsalgelenk an abwärts polygonale Schuppen einschieben. Das Schuppenpflaster, welches die Unterseite dieses Gelenkes, also die Ferse, überzieht, hat bereits einen bedeutenden Grad von Verhornung erreicht und ist viel kräftiger entwickelt als die Schuppen der Vorderseite des Fußes. Diese frühzeitige Verhornung steht jedenfalls im Zusammenhang mit dem starken Gebrauch der Ferse, welche während des Nestlebens das gesamte Körpergewicht zu tragen hat, indem der Nestling nicht nur auf den Zehen, sondern auf der ganzen Plantarfläche ruht.

Auf der Hinterfläche des Laufes ordnen sich die Schuppen in 4 Längsreihen an, welche alle gleichwertig sind und sich an die großen Schilder der Vorderseite anschließen. Am distalen Laufende werden die Reihen allmählich verwischt, und an die Stelle der Schuppen treten rundliche Hautwarzen, welche wie beim Erwachsenen die gesamte Unterfläche der Zehen bedecken.

II. **Die Fußbekleidung von Nestling IV.**

(Vgl. Fig. E.)

Der unbefiederte Teil des Unterschenkels ist bei diesem Stadium etwa 22 mm lang. Die schon bei Nestling II beschriebenen Querfalten bilden auch hier die wesentlichste Gliederung der Vorderfläche des Intertarsalgelenks, doch sind die Hornschuppen bereits wohl entwickelt und stellen eine kontinuierliche Hautbekleidung dar. Das distale Ende des Unterschenkels ist zunächst von 4—5 mm breiten Schildern in dachziegelartiger Anordnung bedeckt. Gegen das Gelenk hin werden sie kleiner und unregelmäßiger, auch weniger

scharf ausgeprägt, sodaß zwischen den großen Querfalten die Haut schließlich eine mehr oder weniger gekörnelte Oberfläche zeigt. An diese kleinen Schüppchen schließt sich fast ohne Übergang die Reihe

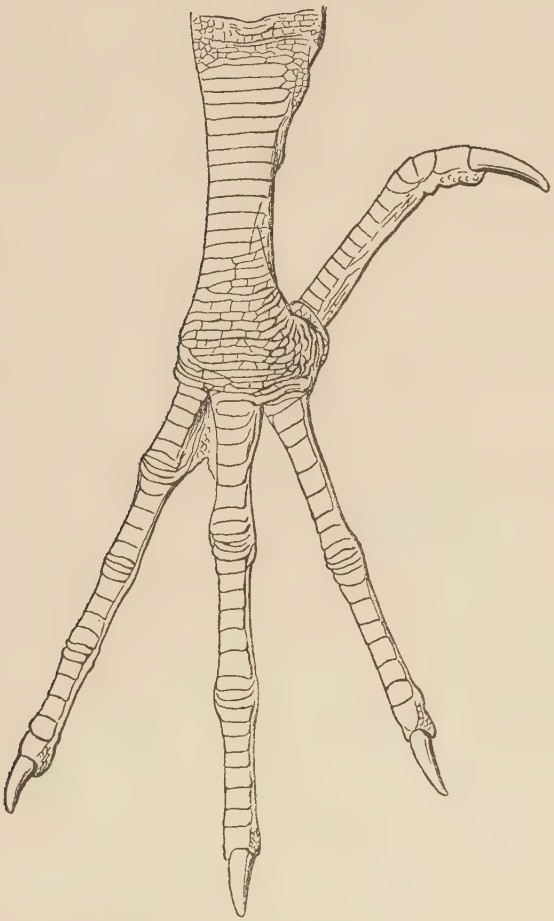

Fig. E. *Ardea purpurea.*
Vorderseite des Fußes von Nestling IV. Nat. Gr.

der großen Laufschilder an. Während sie beim Nestling II nur aus 9 Schildern bestand, zählen wir bei Nestling IV bereits ihrer 13. Die 4 hinzugekommenen Schilder sind wohl zum größten Teil aus der bei N II noch undifferenzierten Haut des proximalen Laufendes

hervorgegangen, zum kleinern Teil vielleicht durch nachträgliche Vergrößerung der schon bei N II vorhandenen kleinern Schuppen am distalen Ende der Reihe.

Der bei vorigem Stadium noch undifferenzierte Bezirk über dem Ansatz der Zehen ist bei Nestling IV in meist vierseitige Felder eingeteilt, welche sich zwischen die schon früher vorhandenen Querfalten eingereiht haben. Unmittelbar an diese Beschuppung schließen sich die Schilder der Zehen an, welche wie die des Laufes eine wesentliche Vermehrung erfahren haben. Tabelle V gibt die Anzahl der Schilder bei den beiden Nestlingen und beim Erwachsenen in übersichtlicher Zusammenstellung. Ob die Unterschiede zwischen Nestling IV und dem Erwachsenen nur individuelle Differenzen darstellen oder ob auch noch in dieser Periode eine Vermehrung der Schilder stattfindet, kann ich nicht entscheiden, da mir nicht bekannt ist, in welchen Grenzen sich die individuelle Variation bewegt.

Auf der Hinterseite des unbefiederten Unterschenkelstückes haben sich etwa 8 Schilder differenziert, die ähnlich gestaltet sind wie diejenigen der vordern Lauffläche. Das schon bei Nestling II beschriebene polygonale Pflaster, welches die Ferse überzieht, ist bei Nestling IV noch kräftiger ausgebildet und schließt sich direkt an die oben erwähnten Schilder an.

Auf der hintern Lauffläche sind dagegen bedeutende Veränderungen zu konstatieren. Die am meisten medial gelegene Schuppenreihe hat nämlich besonders am distalen Laufende auf Kosten der übrigen 3 Reihen bedeutend an Breite zugenommen. Die 2 lateralen Reihen sind bereits ganz auf die Seite gedrängt worden. Auf diese Weise ist der für den Erwachsenen charakteristische Zustand vorbereitet worden, wo wir eine mesiale Schilderreihe treffen, die lateral von kleinen polygonalen Schuppen, den Überresten der andern 3 Reihen, begleitet wird. Diese Schilderreihe ist also ursprünglich die am meisten medial gelegene von 4 gleichwertigen Längsreihen, die nach und nach die gesamte Hinterfläche des Laufes erobert hat.

In bezug auf die Beschuppung sind also die für den Erwachsenen charakteristischen Züge bei Nestling IV bereits ausgebildet. Was den Fuß dieses Stadiums vom erwachsenen Fuß unterscheidet, sind außer den Proportionen die noch unfertigen Krallen. Die Kanten der Unterseite sind an ihrem Grunde erst ganz schwach angedeutet, während die vordern Teile der Krallen durchweg rundliche Querschnitte aufweisen. Ihre Spitzen verjüngen sich rasch und sind scharf, beinahe hakenförmig nach unten gebogen.

Die Zähnelung auf der innern Seite der 3. Zehenkralle ist ganz schwach angedeutet, indem sich an jener Stelle etwa 4 Felder erkennen lassen, die den ersten Zähnen des beim Erwachsenen ausgebildeten Kammes entsprechen, aber noch in keiner Weise von der Oberfläche der Kralle abgehoben sind.

Tabelle V.

Zahl der Schilder auf der Vorderseite des Laufes und der Zehen bei 2 Nestlingen und einem erwachsenen Exemplar von *Ardea purpurea.*

	N II	N IV	E
Lauf	9	13	14
Zehe III	23	29	30
Zehe IV	21	28	28
Zehe III	16	19	21
Zehe I	16	14	16

D. Die postembryonale Entwicklung des Gefieders von *Ardea purpurea.*

I. Einleitende Bemerkungen.

Bevor wir zur speziellen Beschreibung der Pterylose übergehen können, haben wir zunächst unsere allgemeine Auffassung derselben zu begründen. Die Pterylose ist früh von den Autoren im Dienste der zoologischen Systematik verwertet worden nach dem bahnbrechenden Beispiel von Nitzsch. Dabei war es darauf abgesehen, möglichst scharfe und präzise Unterscheidungsmerkmale von ihr abzuleiten und alles beiseite zu lassen, was sich nicht im Dienste der zoologischen Klassifikation verwerten ließ. Eine genetische Betrachtung der Pterylose aber, bei welcher vor allem ihre Entstehung in erste Linie gerückt worden wäre und erst in zweite ihre systematische Verwertbarkeit, ist meines Wissens noch nicht durchgeführt worden. Die neuere Forschung über das Federkleid hat sich viel mehr der Betrachtung einzelner Spezialfälle (Farbe des Gefieders, Aquintocubitalismus, Mauserung etc.) zugewendet und damit eine spezialistische Breite erreicht, in der die Einheit des Federkleides beinahe untergegangen ist. Es versteht sich von selbst, daß bei dieser Art der Verwendung der Pterylose gerade auf die Übergangserscheinungen der Wert nicht gelegt werden konnte, den

genetische Betrachtung auf sie legt. Hierzu kommt, daß eine wirklich exakte Darstellung der Befiederung, bei welcher jede einzelne Feder resp. Federanlage eingetragen ist, nicht existiert. Ich ließ mir sonach in erster Linie angelegen sein, eine genaue Feststellung des Tatbestandes zu schaffen, die mir als Basis für weitere Forschung dienen sollte. Das Verfahren, das ich hierfür einschlug, war folgendes: Der Nestling wurde sorgfältig enthäutet und die Haut in mehrere Teile zerlegt, welche sich leicht in einer Ebene ausspannen ließen. Dann wurden die Hautstücke mit Alaunkarmin leicht gefärbt, sodaß die Federanlagen deutlich hervortraten, mit Alkohol und Carbolxylol behandelt und auf großen Objektträgern angebracht, wie man mit großen topographischen Präparaten zu verfahren pflegt. Diese Präparate bildeten die Grundlage für meine Darstellung der Pterylose. Es wurde nämlich unter der Lupe jede Federanlage in ihrer natürlichen Größe auf dem Deckglas aufgezeichnet. So entstand auf dem letztern eine genaue Kopie der gesamten Pterylose, welche auf Papier übertragen werden konnte. Obendrein stellte ich dann von den nämlichen Präparaten photographische Abzüge her, indem ich das lichtempfindliche Papier (Bromsilber) direkt unter den Objektträger brachte und aus größerer Entfernung einige Sekunden einer starken Lichtquelle aussetzte. Diese Negativbilder, die nicht alle Einzelheiten der Pterylose, dafür aber das Gesamtobjekt wiedergaben, dienten mir als Grundlage für die Darstellung der Mechanik der Federverteilung.

Nachdem so die Pterylose des Nestlings aufgenommen war, versuchte ich, mich über die Veränderung des Federkleides zu orientieren, welche sich im Lauf der postembryonalen Entwicklung abspielen. Ich gelangte aber in kurzer Zeit zu der Überzeugung, daß die bisherigen Darstellungen des Federkleides aus den oben schon erwähnten Gründen unexakt, daher völlig unbrauchbar seien. Ich sah mich darum genötigt, von dem Gefieder des Erwachsenen eine Darstellung zu geben, die es ermöglichte, die Schicksale der einzelnen Elemente im Verlauf der Entwicklung zu erkennen.

Bei der Aufnahme wurde im Prinzip dieselbe Methode verwendet wie beim Nestling, doch nötigte mich die Beschaffenheit des Materials zu wesentlichen Abänderungen derselben. Die Haut wurde in 3 Teilen (Kopf und Hals; Rücken und halber Unterschenkel; Unterseite und Rest des Unterschenkels; Flügel) abpräpariert. Die Federn wurden mit der Schere direkt über der Haut abgeschnitten, dann wurde die Haut in Alaunkarmin gefärbt. Nach dem Auswaschen

führte ich sie sofort in Glycerin über. Darauf wurde das Hautstück in ausgestrecktem Zustand auf eine Glasplatte genäht, diese in eine von unten beleuchtete Glascuvette mit Glycerin gelegt, auf das Objekt kam eine weitere Glasplatte zu liegen, und auf diese wurden die einzelnen Federn aufgezeichnet.

Nachdem ich so ein genaues Bild der Pterylose geschaffen hatte, war es möglich, den Vergleich zwischen Nestling und Erwachsenen mit der erwünschten Genauigkeit durchzuführen. Zu diesem Zwecke war aber in erster Linie das Gefieder des Erwachsenen auf Grund des neuen Tatbestandes zu beschreiben. Dazu erwies sich die bisherige Auffassung der Pterylose als unbrauchbar.

Angesichts des genauen Bildes des Federkleides erscheint es unmöglich, scharf umschriebene Abschnitte der Pterylose zu unterscheiden, da wohl bestimmte Stellen im Schema als Federfluren, andere wieder als Raine angesprochen werden können, hingegen eine genaue Grenze zwischen beiden sich nur in den wenigsten Fällen ziehen läßt. Daraus erhellt aber die Unmöglichkeit, eine Einteilung in Fluren und Raine zum Ausgangspunkt der neuen Beschreibung zu machen.

Es erhebt sich darum für uns die Frage, ob nicht andere Merkmale, die Gruppen von Federn zusammenfassen lassen und in der Genese des jetzigen Federkleides begründet sind, an Stelle der Begriffe Fluren und Raine zu setzen sind.

Zur Beantwortung dieser Frage ist zunächst in Betracht zu ziehen, daß primär das Federkleid ebenso wie ursprünglich die ganze Haut ein einheitliches Gebilde mit einheitlicher Funktion darstellt. Wir dürfen darum annehmen, daß dieses primäre Federkleid ähnlich wie manche Säugetierpelze aus völlig gleichartigen Elementen zusammengesetzt war, und gelangen damit zur Annahme einer primitiven Federform, die weder Konturfeder noch Dune war, sondern der einheitlichen Funktion des Wärmeschutzes genügte. Aus dieser ursprünglichen Feder gingen dann durch Differenzierung die Elemente des jetzigen Federkleides der Vögel hervor. Ob in Wirklichkeit je Vögel existiert haben, deren Integumentalgebilde völlig einheitlicher Natur waren, oder ob schon mit der ersten Ausbildung des Federkleides eine funktionelle Differenzierung seiner Elemente stattgefunden hat, kann zwar nicht entschieden werden, da wir weder über die Phylogenie der Vogelfeder noch über die Entwicklung des Flugvermögens etwas Sicheres wissen. Aber das Wesentliche an unserer Auffassung liegt darin, daß die Einheit des Feder-

kleides zum Ausgangspunkt für unsere Betrachtung der Pterylose gewählt worden ist und daß demnach der Differenzierungsgrad der einzelnen Elemente zum Einteilungsprinzip für die Abschnitte des Federkleides geworden ist.

Außer der morphologischen Differenzierung der einzelnen Elemente ist für unsere Zwecke noch ihre Anordnung in Betracht zu ziehen. Hierzu ist es nötig, daß wir etwas weiter ausholen.

Wenn von den ältern Autoren die einzelnen Federn auf Grund ihrer Anordnung in Gruppen zusammengefaßt wurden, so bildete die kleinste Einheit die sog. Quincunx, und man betrachtete das gesamte Federkleid als aus solchen Gruppen von je 5 Federn zusammengesetzt. Dies war die Auffassung Linné's in seinen Fundamenta ornithologica, wo er sagt: „Pennae quae (praeter alas et caudam) reliquum corpus servant, in quincuncem digestae sunt."

Andere Angaben über die Stellung der einzelnen Federn zueinander sind mir nicht bekannt. Einzig bei Nitzsch findet sich eine Stelle, welche diesen Punkt berührt. Er sagt nämlich am Anfang des 2. Abschnittes seiner Pterylographie: „Nur bei sehr wenigen Vögeln stehen die Contourfedern, wie die Haare der Säugetiere gleichmäßig in ununterbrochener Folge über den ganzen Körper so vertheilt, dass nur der hornige Ueberzug des Schnabels und die Zehen mit dem Lauf von ihnen nicht bedeckt werden; bei den übrigen und meisten sind sie in sich kreuzende Reihen geordnet." Leider wird dieser Gedanke nicht weiter ausgeführt, da der Autor sofort dazu übergeht, die Begriffe Fluren und Raine aufzustellen. Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich aber zu der Überzeugung gelangt, daß das Federkleid ursprünglich nicht nur in morphologischer, sondern auch in geometrischer Beziehung eine Einheit bildet. Jene sich kreuzenden Reihen, in denen die Konturfedern angeordnet sind, sind als Stücke eines ehemals den ganzen Vogelkörper umspannenden Netzes von Kurven anzusehen, die zwei sich rechtwinklig kreuzende Systeme bilden und in deren Schnittpunkten die einzelnen Federn stehen. Damit gelangen wir zu der Annahme, daß die Elemente jenes hypothetischen primären Federkleides nicht nur morphologisch gleichwertig waren, sondern auch in ihrer Gruppierung alle nach denselben geometrischen Prinzipien angeordnet waren. Die Integumentalgebilde wären demnach analog demjenigen eines Knochenfisches mit regelmäßiger Beschuppung angeordnet gewesen, nur mit dem Unterschiede, daß die Kurven einen viel komplizierteren Verlauf nahmen als bei diesem relativ einfach gestalteten Wirbeltier.

Den Prozeß der Differenzierung der Pterylose haben wir uns so zu denken, daß in dem ursprünglichen homogenen Federkleid mit geometrischer Anordnung der Elemente einzelne Federgruppen stärker hervortraten und sich zu Konturfedern ausbildeten, dabei aber im ganzen die geometrische Anordnung beibehielten, während die übrigen Elemente das andere Extrem, die Dunen, lieferten. Bei der Ausbildung dieser Form handelt es sich wohl um Reduktionsvorgänge. Diese Differenzierung hatte eine bedeutende Störung der geometrischen Anordnung der Federn zur Folge, sodaß diese nur noch an wenig differenzierten Stellen erkennbar ist und ferner die Gruppierung der Konturfedern in den Fluren beeinflußt.

Wir verfolgen nun zunächst das Bild der Pterylose an Hand unserer Schemata. Wir legen hierbei auf zwei Merkmale besondern Wert: einmal auf den Differenzierungsgrad der Einzelfelder, sodann auf den Grad der Geometrisierung, wie er sich in der gegenseitigen Stellung der Federn äußert. Hinsichtlich der Pterylose des Nestlings ist dabei noch Folgendes zu bemerken. Durch unsere Methode der Aufnahme des Nestkleides wurde der Schwerpunkt von den äußerlich sichtbaren Neoptilen verschoben und auf die in der Haut verborgenen Federkeime gelenkt. Die Anordnung und Stellung der letztern war darum maßgebend bei der Schilderung des Nestgefieders. Die Entwicklung von Neoptilen wurde nur in zweiter Linie berücksichtigt und als ein Merkmal der stärkern oder schwächern Differenzierung einer Federanlage angesehen.

Wir gliedern unsere Beschreibung folgendermaßen:

A. Kopf und Hals.
B. Die medianen Körperflächen.
   a) Dorsale Paramesalzone.
   b) Ventrale Paramesalzone.
C. Die seitlichen Anhänge.
   a) Flügel { dorsal. / ventral.
   b) Hinterextremität { femoral-dorsal. / inguinal-caudal.

Kopf und Hals bilden hauptsächlich in geometrischer Hinsicht eine Einheit, die scharf vom Rumpfe abgesetzt ist, und wurden deshalb gesondert behandelt. Unter Paramesalzonen verstehe ich diejenigen Flächen des Rumpfes, welche zu beiden Seiten der Medianlinie sich hinziehen, ohne aber in irgend welchen Beziehungen zu den Extremitäten zu stehen. Der Ausdruck paramesal wurde darum

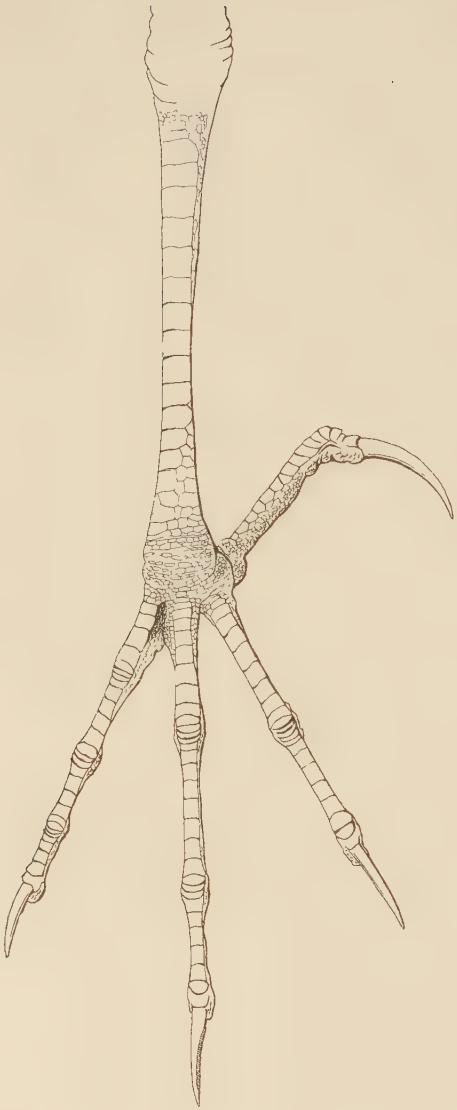

Fig. F.

Fig. G.

Fig. F. *Ardea purpurea.* Fuß des Erwachsenen von oben. Halbe nat. Gr.

Fig. G. *Ardea purpurea.* Befiederung von Kopf und Hals. $^1/_3$ nat. Gr. *a* zwischen den Unterkieferästen liegende Federn. *b* seitliche Befiederung des Unterkiefers. *c* Mundspalte. *d* Auge. *e* Ohr. *f* diffuse Kehlbefiederung. *g* Beginn der Geometrisation der Lateralzone. *h* ventrale Medianzone. *i* dorsale Medianzone. *k* Lateralzone. *l* dorsales Apterium. *m* Anschluß der lateralen Halsbefiederung an die dorsale Rumpfbefiederung. *n* interclaviculares Apterium.

gewählt, weil die eigentliche Medianzone in dem uns vorliegenden Fall keine Federn enthält, während die seitlich von ihr liegenden Zonen eine maximale Befiederung aufweisen.

Was die weitere Terminologie unserer Beschreibung betrifft, so sind die alten Begriffe Fluren und Raine nur in seltnen Fällen angewendet worden und zwar nur dort, wo diese Einteilung mit unserer Gliederung nach dem Differenzierungsgrad in offenkundigem Einklang steht. Der Begriff Apterium ist in einem vom bisherigen wissenschaftlichen Sprachgebrauch abweichenden Sinne angewendet worden. Wir bezeichnen nämlich als Apterium nur die Stellen minimaler Befiederung, welche keine oder nur sehr wenige reduzierte Federelemente enthalten.

II. **Die Pterylose des Erwachsenen.**

1. Die Befiederung des Kopfes und des Halses.
(Vgl. Fig. G.)

Auf dem schmalen, spitz nach vorn auslaufenden Hautstück, das zwischen den beiden Unterkieferästen liegt und den Anfang der Kehle bildet, beginnt die Befiederung etwa 2 cm hinter dem hintern Symphysenrand. (Auf dem Schema ist das unbefiederte Hautstück an der Spitze durch die Präparation etwas verkleinert worden.) Zunächst wird dieser Hautabschnitt lateral von dem Hornschnabel begrenzt. Bald aber greift die Befiederung auf die Seiten des Unterkiefers über und steigt gegen den caudalen Abschnitt der Mundspalte empor. Sie läuft mit ihrer dorsalen Begrenzung diesem in einem Abstand von etwa 2—3 mm parallel und umfaßt sodann das Ende der Mundspalte, in ihrer Verlängerung noch einen langgestreckten Hautbezirk freilassend. Die Befiederung umgeht sodann die Vorwölbung des Augapfels und tritt über dem Auge auf die dorsale Fläche des Kopfes.

Zwischen den Unterkieferästen liegen zunächst kleine etwa 7 mm lange, im Umriß beinahe schuppenförmige Federn. Sie zeigen keinerlei Regelmäßigkeit der Anordnung, sondern lassen an einzelnen Stellen größere Bezirke frei, während sie an andern Orten dicht gedrängt stehen. An jener Stelle der befiederten Haut, die auf der Lateralfläche des Unterkiefers liegt, werden die Federn noch kleiner und unscheinbarer, nur etwa 4 mm lang. Sie stehen dichter gedrängt als an irgend einer andern Körperstelle, von den Puderdunenfluren abgesehen. In der Richtung gegen das Ohr hin nimmt

diese Dichtigkeit etwas ab, dafür macht sich aber nach und nach eine gewisse Regelmäßigkeit der Anordnung geltend. Die Federn scheinen nicht mehr regellos zerstreut, sondern treten allmählich zu kurzen Reihen zusammen. Dabei nehmen sie etwas größere Dimensionen an. Ihre Länge beträgt an dieser Stelle 10—13 mm.

Auf der Dorsalseite des Kopfes herrschen in bezug auf die Anordnung der Federn zunächst ähnliche Verhältnisse wie auf der Ventralseite. An der Schnabelwurzel beginnt das Federkleid mit dicht gedrängten unregelmäßig angeordneten Federn. Die nämliche Verteilung finden wir im Umkreis des Auges bis gegen das Ohr hin. Auf der Mitte des Kopfes hingegen nimmt die Dichtigkeit bedeutend ab.

In bezug auf die Gestalt der Federn ist die Oberseite des Kopfes viel weiter differenziert als die Ventralseite. Der Rand der „Kopfflur" trägt zunächst auch kleine schuppenförmige Federchen, doch nimmt ihre Größe gegen die Mitte des Kopfes zu. Das andere Extrem bilden 2 etwa 13 cm lange schmale Federn, die auf dem Occiput sitzen und einen besondern Schmuck des Vogels bilden. Am Hinterhaupt macht sich nun auch die Tendenz der Federn bemerkbar, sich in Reihen anzuordnen. Je mehr wir uns der lateralen Zone des Halses nähern, um so deutlicher wird diese Erscheinung, sodaß sich hinter dem Ohr auf der Halsseite bereits eine stark geometrisierte Verteilung der einzelnen Federn erkennen läßt. Die schon oben erwähnten Federreihen haben sich nämlich verlängert und bilden auf der Lateralseite des Halses zwei sich kreuzende Systeme von Kurven, die sich rechtwinklig schneiden. In der Nackengegend verläuft das eine dieser Systeme von der Dorsalseite rostralwärts über die laterale Halsfläche nach der Kehle, wo sich die Kurven in der diffusen Kehlbefiederung verlieren, dabei aber deutlich eine Neigung zur Konvergenz unter sich zeigen. Das 2. Kurvensystem verläuft von der ventralen Medianlinie rostralwärts nach der Dorsalseite hin und verschwindet in der regellosen Befiederung des Scheitels.

Verfolgen wir die Befiederung des Halses caudalwärts, so erkennen wir aus dem Schema der Federverteilung, daß die Lateralzonen auf eine Breite von etwa 2—3 cm durch die eben geschilderte geometrische Anordnung der Federn gekennzeichnet sind. Dabei nimmt die Größe dieser Federn allmählich zu, je mehr wir uns dem untern Ende des Halses nähern. Es entsteht so jederseits eine Art Mähne, gebildet aus langen, schmalen Federn, die vorn über

die Brust herabhängen und den Ansatz des Halses verdecken. Zu diesen Federn tritt etwa 20 cm caudal von der Kehle ein weiteres Element. Wir sehen nämlich die Reihen bestehen aus den beschriebenen Konturfedern, denen aber jeweilen mit ziemlicher Regelmäßigkeit eine kleine Feder beigeordnet ist. In bezug auf ihre Form stehen diese letztern in einem deutlichen Gegensatz zu den stärkern Federn, sodaß wir sie der Kürze halber als Dunen bezeichnen können.

Im Gegensatz zu den geschilderten Lateralzonen, die den Halsseitenfluren von Nitzsch entsprechen, finden wir die dorsale und ventrale Medianzone mit schwächern, unregelmäßiger gestellten Federn bedeckt. In dem Maße wie die Schmuckfedern der Halsseiten sich verlängern, tritt die Befiederung der medianen Zonen zurück. Die Federn nehmen mehr dunigen Charakter an und werden von dem Halsseitengefieder völlig verdeckt. Auf der Ventralseite tritt diese Erscheinung erst von der Mitte des Halses an deutlich zutage, während die dorsomedianen Federn vom Nacken an eine untergeordnetere Rolle spielen. Die Reduktion der kontinuierlichen Befiederung geht in dieser Zone weiter als auf der Ventralseite, indem nach und nach ein Streifen Haut längs der Mittellinie völlig federlos wird, also ein eigentliches Apterium darstellt.

Der Abschluß der Halsbefiederung gegen den Thorax gestaltet sich folgendermaßen: An der Stelle, wo die lateralen Zonen ihre maximale Ausbildung erreicht haben, macht sich eine Störung in dem Verlauf der Federreihen geltend. Sie lassen sich nicht mehr so leicht erkennen wie weiter rostralwärts. Diese Unregelmäßigkeit wird dadurch bedingt, daß der Hals an dieser Stelle auf der Dorsalseite in den Rumpf übergeht und daß die dorsale Befiederung des letztern hier ihren Anschluß an die Halsbefiederung findet. Wir sehen darum auf dem Schema mehrere Reihen kräftiger Federn von der bisherigen Richtung abschwenken, sich mehr in die Längsrichtung des Halses stellen und allmählich die dorsale Zone gewinnen. Zuletzt wird die Lateralzone von den am stärksten differenzierten Federn ganz aufgegeben, indem die übrigen nur wenige Federn breiten Reihen sich der Ventralseite zuwenden und zwar in einer Richtung, die parallel dem Verlauf der Furcula geht. Etwa 5 cm über dem Ansatz des Halses an die Brust treten die plötzlich verschmälerten „Fluren“ in der Medianlinie mit je 1 Feder zusammen und grenzen die Halsbefiederung gegen die Brust ab. Einige kleine, dunenartig ausgebildete Federn, die sich im ganzen

der geometrischen Anordnung einfügen, lassen auf eine ursprünglich reichere Befiederung dieser Übergangszone schließen.

2. Die dorsale Paramesalzone.

(Vgl. Fig. H.)

Die verschiedene Ausbildung der Federn gestattet uns, an der paramesalen Rückenbefiederung einen scharf umgrenzten thoracalen Abschnitt zu unterscheiden. Dieser besteht aus zwei schmalen, im Maximum etwa 13 mm breiten befiederten Streifen, die lateral von Stellen minimaler Befiederung begrenzt werden. Zwischen ihnen, genau über der Wirbelsäule, zieht sich eine 20—24 mm breite, völlig unbefiederte Zone hin, die die Fortsetzung der federlosen Mittelzone des untern Halsrückens bildet. In der Mitte dieses Streifens liegt unmittelbar unter der Haut die Crista spinalis. Wenn nun Nitzsch die Konturfedern der paramesalen Befiederung als Spinalfluren zusammenfaßt, so wird dadurch der Glaube erweckt, als ständen diese in irgend einem Zusammenhang mit der Spina der Wirbelsäule. In Wirklichkeit fällt aber die oberflächliche Lage des Knochens mit einer völlig federlosen Stelle zusammen, ersterer scheint geradezu Federlosigkeit zu bedingen, also das Gegenteil von einer „Flur". Eine ganz analoge Erscheinung findet sich lateral von dem zu besprechenden Federkomplex. Auch hier konstatieren wir einen Bezirk minimaler Befiederung, zwar nicht ganz federlos, aber doch mit nur wenigen unbedeutenden Dunen besetzt. Unter diesem Apterium verläuft die Scapula, nur von einer dünnen Muskellage bedeckt.

Die von den Lateralzonen des Halses abgeschwenkten Federreihen verbinden die Befiederung dieses Körperabschnittes mit der paramesalen Rückenbefiederung. An der Übergangsstelle wird zunächst die regelmäßige durch Kurven darstellbare Anordnung, wie wir sie am Halse angetroffen hatten, stark verwischt. Erst nach und nach treten die Federn wieder zu Reihen zusammen, doch sind diese nicht mehr so augenfällig wie auf den Halsseiten, da die einzelnen Federn bedeutende Schwankungen in ihrem Differenzierungsgrad aufweisen. Daß dadurch Verschiebungen in der Anordnung stattfinden können, die die ursprüngliche Geometrisierung stören, ist leicht begreiflich.

Die Stärke der Federn nimmt zu, je mehr wir vom Hals caudalwärts schreiten. Dabei ordnen sie sich wieder in Reihen an, die

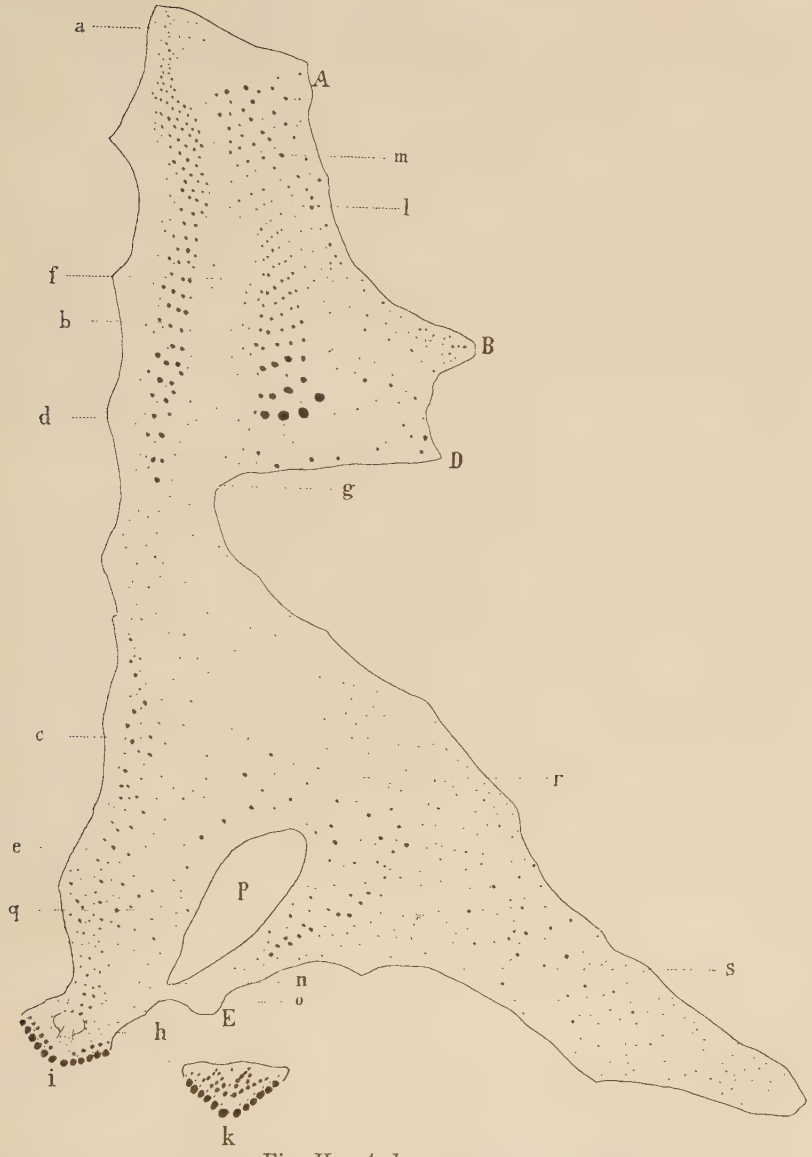

Fig. H. *Ardea purpurea.*

Befiederung des Rückens und der lateralen Fläche des Unterschenkels. Halbe nat. Gr. *a* Anschluß der dorsalen Paramesalzone an die laterale Halsbefiederung. *b* thoracaler, *c* lumbosacraler Abschnitt der dorsalen Paramesalzone. *d* spinales Apterium. *e* caudales Ende desselben. *f* scapulares Apterium. *g* caudales Ende der Scapula. *h* Bürzeldrüse. *i* dorsale Fläche des Schwanzes. *k* ventrale Fläche des Schwanzes. *l* Tuberculum laterale humeri. *m* Übergang der dorsalen in die ventrale Lateralzone (Anfang der Unterflur). *n* Angulus ischiadicus. *o* Spina pubica. *p* lumbaler Puderdunenfleck. *q* Gegend des Trochanter femoris. *r* Kniegegend. *s* laterale Fläche des Unterschenkels. *A*, *B*, *D*, *E* Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der andern Hautstücke.

medial-rostral beginnen und lateral-caudal enden. Die an den Endpunkten der Reihen gelegenen Federn sind meist schwächer ausgebildet als die mittlern und haben dunenartige Beschaffenheit, während die kräftigen Mittelfedern Konturfedern darstellen. Besonders auf der medialen Seite des Komplexes ist ein deutlicher Saum von Dunen ausgebildet. Weniger deutlich ausgeprägt ist ein zweites System von Reihen, die die ersten rechtwinklig kreuzen und lateral-rostral beginnen und medial-caudal enden. Etwas rostral von der Schulter findet sich die größte Breitenausdehnung des Federkomplexes: die Reihen bestehen an dieser Stelle aus 8 Federn. Nach hinten tritt wieder Verschmälerung ein, dafür werden aber jeweils 3—4 Konturfedern besonders stark hervorgehoben. Dadurch erleidet auch die reihenförmige Anordnung der Federn einige Störungen, wobei noch die Einführung einiger Dunen zwischen die Konturfedern mithilft. Die letztern nehmen an Größe noch weiter zu, treten aber nur noch in der Zweizahl auf, bis schließlich eine einzige starke Feder den ganzen Komplex genau medial vom Scapulaende beschließt. Die funktionelle Bedeutung des eben besprochenen Federkomplexes liegt darin, daß die starken Konturfedern die ganze Medianzone des Rückens bedecken. Die größten dieser Federn sind bis 19 cm lang und bedecken außer dem Unterrücken noch etwa $^2/_3$ der Steuerfedern. Angesichts dieser Tatsache erscheint es verständlich, daß der lumbosacrale Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung gegenüber dem thoracalen bedeutend zurücktritt.

Caudal von dem letztern Federkomplex liegt eine mit Dunen bewachsene Zone. Diese stehen zunächst zerstreut, nicht ohne eine gewisse Regelmäßigkeit angeordnet. Nach und nach wird ihre Gruppierung lateral vom spinalen Apterium dichter, es treten erst Übergangsformen zwischen Dunen und Konturfedern und zuletzt kleine Konturfedern auf. So entsteht wieder eine „Flur", die lateral von einem Bezirk mit relativ sehr schwacher Dunenbefiederung begrenzt wird. Von dem Punkte an, wo die Cristae iliacae sich jederseits zum Trochanter wenden, wird die Medianzone wieder befiedert, und das Apterium spinale, das wir vom Hals bis zu diesem Punkte verfolgen konnten, bricht plötzlich ab. Bis zum Schwanz bleibt die nun einheitlich gewordene paramesale Rückenbefiederung aus denselben Elementen zusammengesetzt. Sie besteht aus Dunen mit kleinen Konturfedern vermischt in ziemlich gedrängter Anordnung. Von einer geometrischen Verteilung läßt sich bei diesem Federkomplex nichts erkennen.

Die Befiederungen der Bürzeldrüse und des Schwanzes bilden kleinere Komplexe teilweise extrem spezialisierter Federn, die aus dem Zusammenhang des Federkleides herausgerissen und ganz bestimmten Zwecken angepaßt zu sein scheinen. Die Mündung der Bürzeldrüse umgibt ein Kranz von 10 kleinen Dunen mit etwa 4 mm langen Ästen; der übrige Teil der Drüse ist nackt. An ihrer rostralen Begrenzung liegen die letzten Konturfedern der paramesalen Befiederung, während seitlich von ihr einige kleine Dunen den Übergang zur Schwanzbefiederung vermitteln. Diese besteht aus etwa 7 Federreihen, die caudal von der Bürzeldrüse einen rostralwärts offenen Bogen bilden. Zunächst der Bürzeldrüse, an die Befiederung ihrer Umgebung anschließend, liegt eine Reihe von ca. 14 Dunen, deren laterale Abschnitte noch nicht deutlich ausgebildet sind. Dann folgen jederseits 6 kräftige Deckfedern (daß bei dem von uns untersuchten Exemplar rechts nur 5 Federn vorhanden sind, fassen wir als Zufall auf) und auf diese die 12 Steuerfedern. Von den letztern sind die median gelegenen am stärksten entwickelt; nach der Seite hin nehmen sie an Größe ab.

Zwischen Deckfedern und Steuerfedern ist eine interstitielle Federreihe, aus 12 kleinen Dunen bestehend, eingeschoben. Sie korrespondiert in der Anordnung ihrer Elemente nicht mit den beiden andern Reihen. Auf der Ventralseite des Schwanzes liegen zunächst den Steuerfedern jederseits 6 Dunen. Die ventralen Deckfedern sind in einiger Distanz von ihnen in 2 seitliche Gruppen zusammengestellt. Besonders augenfällig ist an dieser Stelle eine Anzahl von Fadenfedern, welche bis 4 cm Länge erreichen und um die beiden medial gelegenen Deckfedern gruppiert sind.

3. Ventrale Paramesalzone.

(Vgl. Fig. J.)

Die ventrale Paramesalzone ist einer derjenigen Bezirke, welche sich am weitesten von dem primitiven Zustand der allgemeinen diffusen Befiederung entfernt haben. Dies gibt sich einesteils darin zu erkennen, daß sich in seinem Umkreis ein Komplex jener extrem spezialisierten Federn findet, die von jeher ihrer Funktion entsprechend als Puderdunen bezeichnet worden sind, andernteils aber darin, daß außer dem Puderdunenfleck auf der ganzen Zone jederseits nur eine einzige Federreihe erhalten ist.

Die Brustpuderdunenflecke liegen in ihrer ganzen Ausdehnung

Fig. J. *Ardea purpurea.*

Befiederung der Ventralseite und der medialen Fläche des Unterschenkels. Halbe nat. Gr.

a pectoraler Puderdunenfleck. *b* ventrale Paramesalbefiederung. *c* Unterflur. *d* inguinaler Puderdunenfleck. *e* Achselhöhle. *f* Hypopterum. *g* mediale Fläche des Unterschenkels. *A*, *B*, *C*, *E* Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der andern Hautstücke.

auf dem Musculus pectoralis major. Die Form der „patches" variiert von unregelmäßiger Eiform bis zu beinahe nierenförmigem Umriß. Das rostrale schmälere Ende liegt auf der Furcula am Ansatz des Halses, mehr oder weniger der Schulter genähert. Die mesiale Begrenzung folgt dem Lauf der Furcula resp. dem clavicularen Rand des Pectoralis major, gelangt aber nicht bis zur Crista sterni, sondern biegt vorher ab und verläuft parallel der Crista bis zu ihrer Mitte. Die laterale Begrenzung des Flecks wird durch die seitliche Befiederung der Brust gebildet. Sein caudales Ende ist breit abgerundet.

Caudalwärts vom Puderdunenfleck zieht sich über den größten Teil des Bauches eine Reihe von Federn, die in regelmäßigen Abständen voneinander stehen, 3—4 cm lang sind und dunenartige Äste sowie einen deutlichen Schaft besitzen. Die Reihe verläuft etwa 8—10 mm seitlich von der Medianlinie und wendet sich in ihrer caudalen Hälfte mehr lateral, wobei die Federn etwas schwächer werden. Den Anschluß der Reihe an den Puderdunenkomplex vermitteln einige kleine Dunen, die aber in keiner Hinsicht Übergangsformen zu den Puderdunen bilden.

4. Die Befiederung der Schulter und die Oberfläche des Flügels.

(Vgl. Fig. H u. K.)

Das schon oben erwähnte scapulare Apterium bildet eine scharfe Grenze zwischen der paramesalen Rückenbefiederung und der Schulterbefiederung. Es erstreckt sich aber nicht nur über die gesamte Länge des Schulterblatts, sondern greift, wenn auch bedeutend verschmälert, über die Schulter hinaus auf die Basis des Halses. An dieser Stelle gehen die ventrale und die dorsale Lateralzone unmerklich ineinander über. Zunächst soll nun die Befiederung der Schulter und im Zusammenhang damit die Oberseite des Flügels geschildert werden. Beide Komplexe bilden insofern ein Ganzes, als sie durch die weitestgehende Differenzierung der Konturfedern sich auszeichnen. Diese Differenzierung ist aber nur ganz bestimmten Bezirken eigen, nämlich dem hintern Rand der Vorderextremität und seiner Fortsetzung auf die Schulter. Es folgt hieraus eine Ungleichartigkeit der einzelnen Elemente des Federkleides, die uns größere Abweichungen von der ursprünglichen Befiederung erwarten läßt, als wir sie bis jetzt angetroffen haben.

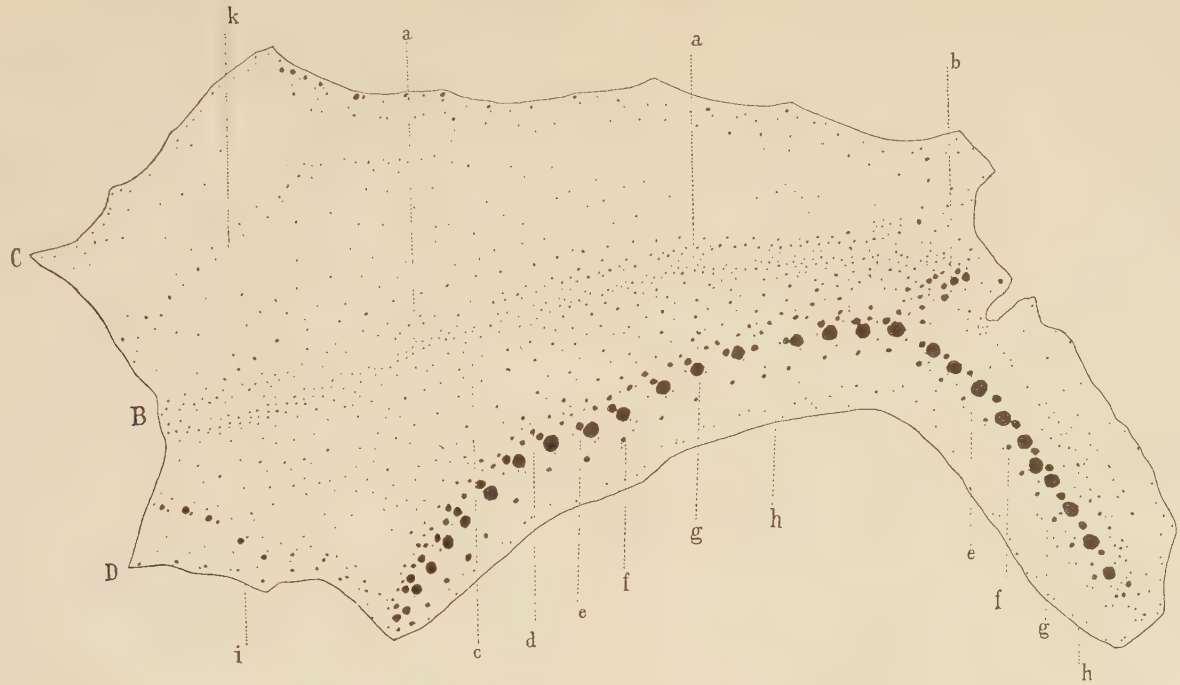

Fig. K. Befiederung des Flügels von *Ardea purpurea*. Halbe nat. Gr.
a Tectrices marginales. *b* Alula. *c* Tectrices minores. *d* Tectrices mediae. *e* Tectrices maiores superiores. *f* Tectrices maiores inferiores. *g* Remiges. *h* Dunen der Fascia tendinea an der Basis der Schwingen. *i* Parapterum. *k* Hypopterum.
B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der andern Hautstücke.

Lateral vom Apterium scapulare treffen wir zunächst eine kontinuierliche Befiederung, die in einzelnen Zügen an die paramesalen Komplexe erinnert. Doch sind andrerseits die Abweichungen so bedeutende, daß es kaum möglich ist, irgend welchen Zusammenhang zwischen den beiden Bezirken nachzuweisen. Beiden gemeinsam ist der Grad der Geometrisierung, aber nicht der Verlauf der Kurven.

Von der vordern Seite der Schulter, medial vom Tuberculum laterale humeri abzweigend, entwickelt sich längs der Scapula ein scharf umschriebener Komplex von Konturfedern, die caudalwärts an Größe zunehmen. Sie sind vorwiegend in Reihen angeordnet, die vom lateralen Rand des Komplexes medial und zugleich etwas caudal verlaufen, doch läßt sich ohne Mühe auch ein zweites, das erste rechtwinklig kreuzendes Reihensystem erkennen. Die querlaufenden Reihen werden durch 5—6 Federn gebildet, die an der Schulter, wo sie noch verhältnismäßig klein sind, gedrängter stehen als am caudalen Ende des Komplexes. Von der letzten Reihe erreichen 4 Federn eine bedeutende Größe, die sogar die der Steuerfedern übertrifft. Sie sind etwa 20 cm lang und bedecken neben den großen paramesalen Konturfedern den ganzen Rücken und einen Teil des Schwanzes. Zwischen den großen Konturfedern des geschilderten Bezirks stehen hier und da einige Dunen; ebenso wird sein mesialer Rand durch solche gebildet.

Eine verhältnismäßig generelle Befiederung finden wir am vordern patagialen Rand des Flügels. Auf unserm Schema tritt dieser Rand deutlich hervor als eine schmale Zone von dichtgedrängten Federn, die uns in manchen Zügen an einzelne wenig differenzierte Bezirke der Halsbefiederung erinnert. Die Anordnung der Federn ist meist eine diffuse, ohne irgend welche Regelmäßigkeit. Einzig rostral vom Ellbogen, an der Stelle, wo das Patagium in der Ruhelage des Flügels zusammengefaltet wird, lassen sich zwei sich kreuzende Systeme von Kurven erkennen, die aber auf die Marginalzone beschränkt sind. Die Zone zieht sich vom Tuberculum laterale humeri bis zum Daumen. Ihre Federn, die Tectrices marginales, sind verhältnismäßig klein, 1—2 cm lang, und bilden eine abgerundete Kante am Vorderrand der Flughaut. Am Daumen sind einige dieser Federn bedeutend kräftiger ausgebildet und weiter differenziert. Sie bilden die Alula.

Wenn wir uns von dem beschriebenen Vorderrand des Flügels nach dem Hinterrand wenden, so konstatieren wir von der Schulter

bis zum Handgelenk dieselbe Veränderung der Befiederung. Die einzelnen Federn treten weiter auseinander, ihre diffuse Anordnung verschwindet und macht hauptsächlich im Gebiet des Unterarmes einer regelmäßigen Verteilung Platz. Dabei differenzieren sich die Marginalfedern nach zwei entgegengesetzten Richtungen; die einen werden stärker, kräftiger und damit Konturfedern und bilden die Tectrices minores, die andern gehen in der Größe zurück, verlieren ihren Schaft und werden Dunen. Jede dieser Dunen steht zwischen je 4 Deckfedern, sodaß die Anordnung entsteht, die von jeher als Quincunx bezeichnet worden ist. Wir halten es aber für richtiger, auch hier rechtwinklig sich kreuzende Federreihen anzunehmen, wobei auf jede Reihe von Konturfedern eine weniger vollständige Reihe von Dunen folgen würde, welche mit den Konturfedern alternieren. Die regelmäßige Anordnung bleibt nur auf eine Breite von etwa 2 cm bestehen. Beim Übergang von der Tectrices minores zu den Tectrices mediae macht sich das Bestreben geltend, die Federn in Reihen anzuordnen, die der Längsachse des Flügels parallel gehen.

Der eben geschilderte Übergang vom Vorderrand des Flügels nach dem Hinterrand ist nur für den Oberarm und den Unterarm charakteristisch. Der Vorderrand der Hand ist nur spärlich befiedert, besonders im proximalen Abschnitt, der von der Alula bedeckt wird. Die Federn entsprechen in ihrer Größe ungefähr den Tectrices minores. Den Tectrices mediae entsprechende Federn, welche die Differenz zwischen den kleinen und den großen Deckfedern ausgleichen würden, fehlen völlig.

Der Hinterrand des Flügels zeigt die weitestgehende Differenzierung des Gefieders von der Spitze der Hand bis zum Ellbogen. In bezug auf Differenzierung und funktionelle Bedeutung spielen die Schwungfedern die Hauptrolle. Zwar stellen sie genetisch betrachtet nur eine der Längsreihen von Federn dar, welche sich an diesem Flügelrand ausgebildet haben, doch werden durch ihre Anordnung die benachbarten Federn in solcher Weise beeinflußt, daß sie sich in ganz bestimmten Verhältnissen um die Schwingen gruppieren. Wir erhalten so auf der Oberseite und auf der Unterseite der Remiges die zwei Reihen der Tectrices majores. Da die Reihen aquintocubital sind, so ist beiderseits eine Deckfeder mehr vorhanden als Schwungfedern. Auf die obern großen Deckfedern folgen die Tectrices mediae. Sie liegen in einer Reihe, die aus doppelt so viel Federn gebildet wird wie die Reihe der großen Deckfedern.

Im Gebiete des Oberarmes ist die Differenzierung des Hinterrandes des Flügels eine geringere, indem sich dort keine Schwungfedern entwickelt haben. Die Federn sind aber ebenfalls in Längsreihen angeordnet, die sich von der Schulter bis zum Ellbogen erstrecken und dort rechtwinklig auf die cubitalen Reihen aufstoßen. Besonders deutlich ausgebildet sind 2 Reihen, eine aus schwächern Federn bestehende marginale und eine mehr dem Humerus genäherte, aus stärkern Federn gebildete, welche das sog. Parapterum bilden. Beide Reihen weichen vom Ellbogen an allmählich auseinander. Die randständige Reihe erstreckt sich bis gegen die Scapula und endet etwa 1 cm caudal von den stärksten Federn der Schulterflur. In dem von den cubitalen und humeralen Reihen eingeschlossenen Winkel am Ellbogen findet sich eine völlig federlose Stelle. Gegen die Schulter hin treten dann zwischen und neben den Federreihen Dunen auf, welche die Lücke zwischen Parapterum und den allmählich sich auf den Vorderrand des Flügels zurückziehenden Tectrices ausfüllen.

5. Die Unterseite des Flügels.
(Vgl. Fig. K.)

Die Befiederung der untern Fläche des Flügels ist sehr schwach entwickelt. An der Hand sind 3 Reihen Deckfedern ausgebildet, vor denen aber 2 in Wirklichkeit noch zur Oberseite des Flügels zu rechnen sind. Auf diese Deckfedern folgen einige wenige Dunen und dann sogleich die Marginalfedern.

Nicht viel anders verhält sich die Unterseite des Patagiums. Seine Bedeckung wird hauptsächlich durch die bis 5 cm langen Tectrices marginales gebildet, die sich vom Vorderrand bis auf die Unterseite des Flügels ausdehnen, dort größer werden und schließlich eine Längsreihe bilden, die von der Handwurzel bis gegen die Schulter reicht. Auf diese Deckfedern folgt ein größerer Bezirk, der nur mit wenigen Dunen in regelloser Anordnung bedeckt ist. Diese sind besonders spärlich auf der distalen Hälfte des Patagiums. Eine regelmäßigere Befiederung weist erst der Hinterrand des Flügels auf, wo wir 3—4 Reihen Tectrices ausgebildet finden. Im Gegensatz zu den obern Deckfedern zeigen die Federn einer einzelnen Reihe keine Übereinstimmung in bezug auf Größe und Anordnung. Eine der Reihen setzt sich auch längs des Oberarms am Rand des Metapatagiums fort, besteht aber aus sehr schwachen Federn. Zwischen den Deckfedern des Vorder- und Hinterrandes tritt hin-

gegen vom proximalen Fünftel des Unterarmes an eine Reihe von Federn stärker hervor, die vom Ellbogen an zunächst dem Verlauf der Sehne des Musculus propatagialis brevis folgen und dann auf den Oberarm übergehen. Zunächst haben sie ungefähr die Größe der Tectrices marginales, werden aber bald stärker und bilden das sog. Hypopterum.

6. Ventrale Lateralzone und Hinterextremität.
(Vgl. Fig. H u. J.)

Die Seitenflächen des Rumpfes und die Hinterextremität zeigen eine unverhältnismäßig generellere Befiederung als der Rücken, indem die Federn dieser Zonen einen kontinuierlichen Komplex bilden und im allgemeinen nicht wie die Rückenfedern zu scharf umschriebenen Fluren zusammengefaßt sind. Einzig die Puderdunenflecke bilden hiervon eine Ausnahme.

Der zu beschreibende Federkomplex zeigt nur nach einer Seite eine deutliche Abgrenzung, nämlich nach der ventralen Paramesalzone. Auf den andern Seiten geht er überall unmerklich in die Rückenbefiederung über. Die paramesale Begrenzung stellt zugleich auch die höchste morphologische Differenzierung des ganzen Bezirks dar, indem längs dieser Linie die kräftigen Konturfedern, welche die Bauchfläche bedecken, sich ausgebildet haben. Diese Konturfedern ziehen sich als „Unterflur", einen 10—15 mm breiten Streifen bildend von der Basis des Halses der Rumpfseite entlang bis gegen den After.

An der Schulter setzen sich rostral vom Tuberculum laterale humeri die Reihen der „Scapularflur" auf die Halsseite fort. Sie verlängern sich, indem die Federn auseinandertreten und dabei kräftiger werden. Dadurch entsteht ein scharf umschriebener Komplex von Konturfedern, der gegen die dorsale Mesalzone durch die Fortsetzung des Apterium scapulare begrenzt ist und rostralwärts an das interclaviculare Apterium anstößt. Von diesem Komplex aus zieht sich die Unterflur der lateralen Begrenzung des Brustpuderdunenflecks entlang. Wie wir schon oben angedeutet haben, bildet sie nur den verstärkten und speziell differenzierten medialen Rand der lateralen Befiederung des Thorax. Diese besteht an der lateralen Fläche der Schulter nur aus dunigen Elementen, enthält aber caudalwärts und medianwärts immer mehr Konturfedern. Die einzelnen Federn sind in regelmäßigen Abständen voneinander über die Haut

verteilt, lassen sich aber nicht in Reihen zusammenordnen. Nur die starken, 10 und mehr Centimeter langen Konturfedern der Unterflur sind in mehr oder weniger deutliche Reihen von 3—4 Federn angeordnet. Die laterale Brustbefiederung erfährt auch in caudaler Richtung nach der Achselhöhle und nach dem Knie hin eine Verstärkung, indem sich auch auf dieser Seite erst kleinere, dann größere Federn eingestreut finden. Sie bilden gewissermaßen die Fortsetzung der oben als Hypopterum beschriebenen Federreihe der Unterseite des Flügels und schließen sich etwas über dem Knie an die Unterflur an. Die Aufgabe dieser bis 13 cm langen Federn scheint die Bedeckung der Achselhöhle bei ausgespanntem Flügel zu sein. Letztere ist völlig federlos, und auch ihre nächste Umgebung zwischen Hypopterum, Knie und Oberschenkelbefiederung ist nur mit wenigen Dunen bekleidet.

Die Konturfedern der Unterflur ziehen sich der ganzen Rumpfseite entlang durch die Leistengegend bis zum After. Etwa in der Höhe des Knies sind sie am zahlreichsten und zugleich am kräftigsten ausgebildet, in der Leistengegend wird dagegen die von ihnen eingenommene Zone schmäler. Lateral von ihnen liegt die inguinale Puderdunenflur, einen 7—10 mm breiten Streif bildend. Das rostrale Ende dieses Komplexes liegt etwa 2 cm caudal von der Trabecula lateralis sterni, das caudale Ende dagegen 2 cm rostral von der Spina pubis. Medial und caudal ist die Flur von Konturfedern umgeben, die gegen die Spina hin rasch schwächer werden und sich medial gegen den After hinwenden, wo die Unterflur ihren Abschluß findet.

Das Federkleid der Hinterextremität zeigt die verschiedensten Formen der Differenzierung. Während die Lumbal- resp. Femoralgegend eine spezialisierte Befiederung mit Dunen, Konturfedern und Puderdunen aufweist, ist der Unterschenkel und mit ihm die ganze Ventralseite der Extremität verhältnismäßig generell befiedert.

Der lumbale Puderdunenfleck ist wie die übrigen „patches“ ein scharf umschriebener Komplex jener merkwürdigen Federn, die in keinem direkt nachweisbaren Zusammenhang mit dem übrigen Federkleid stehen. Er ist von länglich ovaler Form, am caudalen Ende zugespitzt und erstreckt sich über die postacetabular entspringende Oberschenkelmuskulatur, auf der Caudalseite des Femur. Das caudale Ende des Flecks liegt am Angulus ischiadicus. Zwischen dem Puderdunenfleck und der paramesalen Zone findet sich eine zwar kontinuierliche, doch sehr spärliche Befiederung. Immerhin finden

sich in ihr einige Konturfedern eingestreut, welche sich annähernd dem Verlauf des Femurs entsprechend gruppiert haben. Sie schließen sich über dem Trochanter an die Konturfedern der Paramesalzone an. Lateral vom Puderdunenfleck liegen ebenfalls Konturfedern, ebenso vor seinem der Kniekehle zugewendeten rostralen Ende. Auf diesen Seiten wird die Befiederung etwas dichter, auch sind die Federn dieses Astes der „Lumbalflur" verhältnismäßig kräftig entwickelt und bilden die Bedeckung der Lendengegend, soweit dies nicht von den Schulterfedern geschieht. Gegen das caudale Ende des Puderdunenfleckes hin werden sie aber plötzlich kleiner und verschwinden. Die Gegend der Spina pubica ist infolgedessen völlig nackt.

Vom Knie an ist die Befiederung der Hinterextremität eine verhältnismäßig gleichförmige und wenig differenzierte. Die Federn stehen ziemlich dicht in gleichmäßigen Abständen, sind aber nirgends geometrisch angeordnet. Ihrer Gestalt nach sind sie entweder mehr dunenartig, oder sie bilden kleinere Konturfedern. Von den letztern sind auf der Außenseite des Unterschenkels einige kräftiger ausgebildet, während auf der Innenseite größere Gleichmäßigkeit herrscht.

Es ergibt sich also aus unserer Beschreibung die Möglichkeit einer organischen Gliederung des durch eine genaue Aufnahme geschaffenen Tatbestandes. Die von uns in der Einleitung geforderte genetische Auffassung der Pterylose hat uns erlaubt, das gesamte Federkleid als Einheit zu erfassen, deren Differenzierungsgrade uns in den mannigfachen Formen der einzelnen Abschnitte entgegentreten. Es bleibt uns noch die Aufgabe, diese Abschnitte nach ihrer Differenzierung zu rubrizieren.

Die primitivsten Verhältnisse des ganzen Federkleides haben wir an Kopf und Hals zu suchen. Besonders in den rostralen Teilen ist die Differenzierung so wenig fortgeschritten, daß es nicht möglich ist, Konturfedern und Dunen oder gar Fluren und Raine zu unterscheiden. Auch die Anordnung der Federn läßt noch einen bedeutenden Grad der ursprünglichen Geometrisierung erkennen. Zugleich ist aber der Hals ein Körperabschnitt, an dem sich direkt erkennen läßt, wie wir uns die Differenzierung der Pterylose zu denken haben. Während wir rostral jene generelle Befiederung fanden, schreitet gegen das caudale Halsende die Spezialisierung der Lateralzonen immer weiter fort, während die Medianzonen sich zurückbilden, bis schließlich erstere eine maximale, letztere aber

eine minimale Befiederung aufweisen. Deutlich tritt dabei zutage, wie durch die Reduktion der Medianbefiederungen die Geometrisierung der Federn nur noch in den Lateralzonen mit ihrer gleichartig fortschreitenden Spezialisierung möglich gemacht wird.

Verhältnismäßig generell ist noch die Befiederung der ventralen Lateralzonen, welche sich sowohl geometrisch als auch in bezug auf Differenzierung der Federn als Einheit auffassen lassen. Die Spezialisierung schlägt in diesem Fall einen etwas andern Weg ein, indem der mesiale Rand des sonst homogenen Komplexes sich zur Flur ausbildet, und zwar beteiligen sich sämtliche Elemente an diesem Prozeß, sodaß die ursprüngliche Geometrisierung erhalten bleibt.

Weitgehende Differenzierung finden wir an allen übrigen Körperteilen. Die Befiederung der dorsalen Paramesalzone ist durch die Ausbildung des spinalen Apteriums sowie durch die in scharf umgrenzten Komplexen stehenden Konturfedern als ein hochspezialisiertes Gebiet gekennzeichnet. Ein kleiner Überrest genereller Befiederung ist in der Übergangszone vom thoracalen zum lumbosacralen Abschnitt erhalten. Die Schwanzregion hingegen ist bereits zu den Gebieten maximaler Spezialisierung zu rechnen. Zu diesen rechnen wir auch die ventrale Paramesalzone, in welcher die Reduktion des Gefieders die größten Fortschritte gemacht hat.

Die Flügelbefiederung nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als sie alle Differenzierungsgrade aufweist. In der Marginalzone hat sich ein Streifen genereller Befiederung erhalten, von dem aus sich nach der einen Seite, der Oberfläche des Flügels, maximale Federformen differenzieren, während nach der entgegengesetzten Seite, der Unterfläche, hin eine Reduktion des Gefieders bis zum Apterium stattfindet.

Der Differenzierungsprozeß des Gefieders scheint nach den obigen Darlegungen kein einheitlicher zu sein. Es wird vielmehr auf den mannigfachsten Wegen jener Endzustand erreicht, da mehr oder weniger scharf umschriebene Konturfederkomplexe die gesamte äußere Körperbekleidung bilden, während die übrigen Teile der Pterylose reduziert worden sind.

Drei solcher Wege sind am Gefieder des Purpurreihers deutlich erkennbar. Am Hals sehen wir aus dem generellen Gefieder durch Reduktion der einen und Spezialisierung der andern Längszone „Fluren und Raine“ herauswachsen. In den ventralen Lateralzonen des Rumpfes hingegen wird durch Verstärkung sämtlicher Elemente

des mesialen Randes eine Flur gebildet. Ganz anders ist wieder die Bahn, welche die Differenzierung im Gebiet der Vorderextremität einschlägt. Dort handelt es sich nicht wie in den andern Gebieten darum, besondere Ausschnitte der Pterylose für die Aufgabe der äußern Körperbedeckung zu spezialisieren, sondern die Umgestaltung weniger Federn im Dienste des Flugvermögens ist das Ziel der Differenzierung. Dies läßt uns verständlich erscheinen, weshalb wir neben den Schwungfedern einen großen Teil des Flügels mit einer verhältnismäßig generellen Befiederung bedeckt finden.

III. Die Pterylose von Nestling II.

a) Das Gesamtbild der Befiederung.

(Vgl. Fig. L u. M, Taf. 1 u. 2.)

Die rostrale Randzone der Befiederung, die sich von der Schnabelwurzel um das Auge und um das hintere Ende der Mundspalte nach der Kehle zieht, nimmt auf der Ventralseite einen andern Verlauf als beim Erwachsenen. Zwischen die Befiederung des Kinns und die laterale Unterkieferbefiederung ist nämlich ein Apterium von etwa 3 mm Breite und 9 mm Länge eingeschoben, dessen laterale Grenze mit dem Verlauf der ventralen Unterkieferkante zusammenfällt.

Das rostrale Ende der Kinnbefiederung und der lateralen Unterkieferbefiederung sowie die ganze Randzone um das Auge bis zur Schnabelwurzel bestehen aus kleinen, dichtgedrängten pinsellosen Federanlagen. Auf der Dorsalfläche des Kopfes werden diese bald größer, treten etwas auseinander und sind mit Neoptilen besetzt. Letztere erreichen auf der Mitte des Kopfes mit 23 mm Länge ihre maximale Ausbildung, fehlen aber im Umkreise des Ohres, welches von kleinen, pinsellosen Federkeimen umgrenzt wird. Auch an der Kehle finden wir eine stärkere Entwicklung der Federkeime und in Zusammenhang damit das Auftreten von zunächst noch kurzen, nach und nach aber länger werdenden Neoptilen an ihrer Spitze. Zwischen den kleinen Federanlagen ohne Pinsel und den pinseltragenden größern Keimen finden sich alle denkbaren Übergänge.

In der proximalen Hälfte des Halses gestalten sich die Verhältnisse so, daß die Federanlagen der ventralen Medianzone allmählich schwächer werden und ihre Pinsel verlieren. In der dorsalen

Fig. L. *Ardea purpurea.*

Nestling II. Schema der Pterylose. Ventralseite.

a Apterium an der Unterkieferkante. *b* ventrale, *c* dorsale Medianzone des Halses. *d* Lateralzone des Halses. *e* thoracaler Puderdunenfleck. *f* Unterflur. *g* inguinaler Puderdunenfleck.

A, B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen in Fig. M.

Medianzone tritt die Befiederung vom Nacken an bedeutend zurück, sodaß ein spinales Apterium entsteht. Im Gegensatz hierzu sind die Federkeime der Lateralzonen kräftig entwickelt und tragen lange Dunenpinsel. Die Differenzierung der einzelnen Zonen des Halses ist demnach schon beim Nestling dieselbe wie beim Erwachsenen. Die Konturfedern der Lateralzonen werden im Nestkleid durch

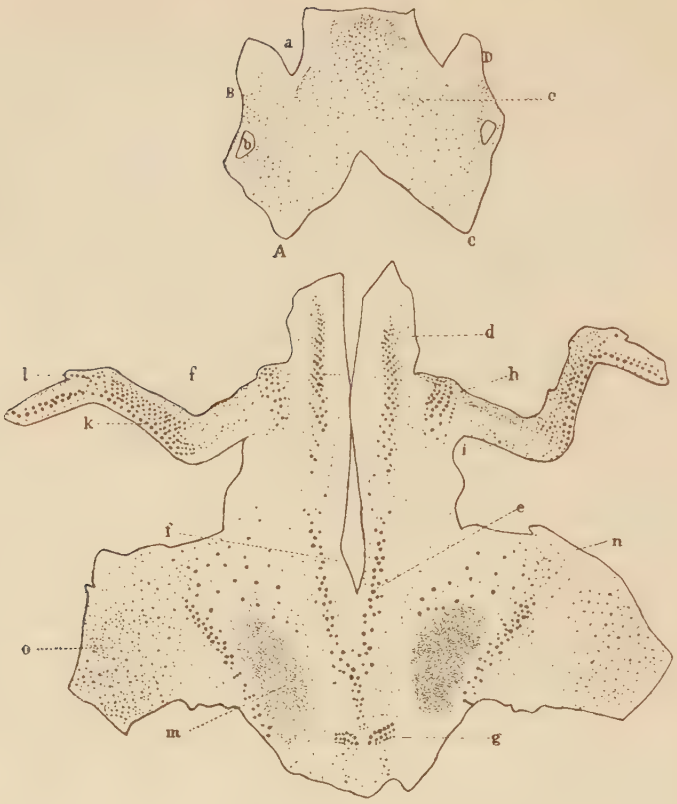

Fig. M. *Ardea purpurea.*

Nestling II. Schema der Pterylose. Dorsalseite.

a Auge. *b* Ohr. *c* Scheitel. *d* thoracaler, *e* lumbosacraler Abschnitt der dorsalen Paramesalzone. *f* spinales Apterium. *g* Schwanzbefiederung. *h* scapularer Komplex. *i* Parapterum. *k* Anlagen der Schwingen und obern Deckfedern. *l* Alula. *m* lumbaler Puderdunenfleck. *n* Kniegegend. *o* Unterschenkel.

A, B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen in Fig. L.

kräftige pinseltragende Federkeime repräsentiert, die Dunen der Medianzonen durch schwächere, pinsellose Federanlagen. Beide Extreme sind auch beim Nestling durch Übergänge verbunden.

Die Anordnung der Federkeime am Halse des Nestlings läßt sich leicht geometrisch deuten. Wir sahen beim Erwachsenen die Konturfedern der lateralen Halszonen in zwei sich rechtwinklig kreuzenden Systemen von Reihen angeordnet. Dieselben Federreihen finden sich bereits beim Nestling, nur über ein weit größeres Gebiet

des Halses ausgedehnt. Sie sind auf unsern Schemata nicht überall deutlich zu erkennen, ließen sich aber auf den photographischen Bildern der Haut sehr schön verfolgen. Es stellte sich dabei heraus, daß die Linien, in welchen die Federanlagen angeordnet sind, zwei sich rechtwinklig kreuzende Systeme von Kurven darstellen, deren Verlauf über die ganze Oberfläche des Kopfes und Halses sich erstreckt. Das eine der beiden Systeme besteht aus Kurven, welche in der dorsalen Medianzone beginnen, zunächst ventral verlaufen, bald aber sich mehr rostralwärts wenden und schließlich nach dem Kinn konvergieren. Die Kurven des zweiten Systems beginnen ventral, verlaufen dorsal und rostral und konvergieren nach der Schnabelwurzel hin.

Wie beim Erwachsenen wenden sich die kräftigen Federkeime der Lateralzonen an der Basis des Halses nach der Ventralseite hin, treffen aber in der Medianlinie nicht zusammen. Den Übergang zur paramesalen Brustbefiederung bilden mehrere Reihen kleiner pinselloser Federkeime.

Die dorsale Paramesalzone findet ihren Anschluß an die Lateralzonen des Halses ähnlich wie beim Erwachsenen, doch ist die Zahl der Federn an der Übergangsstelle geringer als bei diesem. Auch beim Nestling ist ein thoracaler Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung scharf ausgeprägt. Zahl und Anordnung der Elemente dieses Komplexes ist die gleiche wie bei dem entsprechenden Komplex des Erwachsenen. Den Konturfedern des letztern entsprechen kräftige Federkeime mit stark entwickelten Neoptilen, welche ihre maximale Ausbildung am caudalen Ende des Komplexes erfahren, wo sie bis 15 mm lang werden. Seinen mesialen Rand bilden 2 Reihen von kleinen, pinsellosen Federanlagen, von denen nur einige zur Entwicklung zu gelangen scheinen, da wir beim Erwachsenen bloß eine einzige Reihe von Dunen an der entsprechenden Stelle finden.

Das caudale Ende der Scapula liegt beim Nestling etwa 7 mm hinter dem caudalen Abschluß des thoracalen Komplexes, lateral von den ersten pinseltragenden Keimen des lumbosacralen Abschnittes der paramesalen Rückenbefiederung. Der Verlauf dieses Knochens ist nicht wie beim Erwachsenen schon äußerlich durch eine minimale Befiederung kenntlich gemacht; wir finden im Gegenteil lateral vom Hinterende des vorhin beschriebenen Federkomplexes eine große Zahl von kleinen, pinsellosen Federanlagen.

Der lumbosacrale Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung

ist beim Nestling charakterisiert durch die kompakte Anordnung seiner Elemente. Er beginnt rostral mit schwachen, pinsellosen Federanlagen, die medial von 2—3 pinseltragenden Keimen begleitet werden. Medial vom hintern Scapulaende treten ganz unvermittelt starke Federanlagen mit langen Neoptilen auf, welche bis zum Bürzel die Hauptbestandteile des Komplexes bilden. Sie besitzen eine viel regelmäßigere Anordnung als die entsprechenden Federn des Erwachsenen.

Auf der Höhe des Trochanters findet das spinale Apterium seinen Abschluß, indem sich zwischen die beiderseitigen kräftigen Federkeime einige pinsellose Anlagen einschieben. Die erstern treten alsdann zusammen und ziehen sich von diesem Punkte an als eine Doppelreihe, allmählich schwächer werdend, nach der Bürzeldrüse hin. Beiderseits sind diese Federanlagen von unscheinbaren pinsellosen Federkeimen begleitet, welche die Lücke zwischen ihnen und dem lumbalen Puderdunenfleck ausfüllen. Von der Bürzeldrüse und ihrer Befiederung läßt sich beim Nestling äußerlich noch nichts erkennen.

Die Befiederung des Schwanzes besteht jederseits aus 3 Reihen, die von je 6 Federkeimen mit etwa 9 mm langen Neoptilen gebildet werden. Am stärksten entwickelt sind die Keime der am meisten rostral gelegenen Reihen; sie entsprechen aber nicht den künftigen Steuerfedern. Letztere gehen vielmehr aus der 2. Reihe hervor. Direkt hinter dem Schwanz des Nestlings liegt eine völlig unbefiederte kreisförmige Stelle, die von zahlreichen Federkeimen umgeben wird. Diese Federanlagen sind noch völlig regellos angeordnet und rücken erst in spätern Stadien auf die Unterseite des Schwanzes.

Die ventrale Paramesalzone wird auf der Brust durch die Anlagen der Puderdunen eingenommen, welche in einem spätern Kapitel behandelt werden sollen. Die Form der „patches" stimmt mit der des Erwachsenen überein.

Caudal von den Brustpuderdunenflecken liegen die Anlagen einer viel reichern Befiederung, als wir sie beim Erwachsenen angetroffen haben. Diese Federanlagen bilden aber mit der lateralen Brustbefiederung in jeder Beziehung eine Einheit und lassen sich nicht von ihr getrennt betrachten. Wir versparen deshalb die Schilderung dieser Elemente auf eine spätere Gelegenheit.

Die Befiederung der Schulter und die Oberseite des Flügels. Eine dem scapularen Apterium entsprechende federlose Stelle findet sich auch beim Nestling, doch ist sie auf die Schulter beschränkt und zeigt auch dort keine sehr deutliche Ausbildung.

Über der caudalen Hälfte der Scapula finden wir zahlreiche kleine, pinsellose Federkeime, welche sich direkt an die seitliche Brustbefiederung anschließen.

Lateral vom rostralen Scapulaende über der Schulter liegt ein Komplex von kräftigen Federkeimen, deren stärkste etwa 2 cm lange Neoptile tragen. Sie sind in 5 oder 6 Reihen angeordnet, welche am Vorderrand der Schulter mit kleinen pinsellosen Federkeimen beginnen und caudal und medial verlaufen. Hierbei weichen die Reihen etwas auseinander, während die Federanlagen kräftiger werden und immer längere Pinsel tragen. Die maximale Ausbildung erreicht dieser Komplex somit nicht an seinem caudalen Ende wie beim Erwachsenen, sondern an seiner medialen Begrenzung.

Im großen Ganzen finden wir die Federn des erwachsenen Flügels schon beim Nestling angelegt, doch ist die Differenzierung der einzelnen Elemente bedeutend geringer als bei ersterm. Am Vorderrand des Flügels liegen kleine dichtgedrängte Federkeime mit minimal ausgebildeten Neoptilen, die künftigen Tectrices marginales. Im Gebiet des Oberarmes liegt caudal von diesen Federn ein fast unbefiederter Streifen, ähnlich wie wir ihn schon beim Erwachsenen angetroffen haben. Der Hinterrand des Oberarmes wird durch 3 Reihen von Federkeimen gebildet, die etwas größer sind als die Anlagen der Tectrices marginales und den Reihen des Parapterums entsprechen. Im Gebiet des Unterarmes schließen sich an die Federkeime des Vorderrandes dicht gedrängte, streng geometrisch geordnete Federanlagen mit etwa 7—9 mm langen Neoptilen. Alle diese Federkeime lassen sich in Reihen anordnen, welche die Längsachse des Unterarmes in einem Winkel von 45° kreuzen. Dieser Achse parallel gerichtete Reihen sind höchstens am Hinterrande des Flügels angedeutet. Die Anlagen der Schwungfedern sind als solche durch das Fehlen der 5. Unterarmschwinge bereits gekennzeichnet, unterscheiden sich aber in keinem andern Punkte von den künftigen Deckfedern.

Die Federanlagen des Daumens liegen in einer Reihe und schließen sich unmittelbar an die Befiederung des Unterarmes an. Auf der Oberseite der Hand finden sich am Hinterrande bloß 2 Längsreihen von Federkeimen, die von den Anlagen der Tectrices marginales durch einen Zwischenraum getrennt sind.

Die Unterseite des Flügels zeigt die Anlagen der untern Deckfedern und des Hypopterums in derselben Anordnung wie beim Erwachsenen. Das letztere läßt sich aber bis zum Handgelenk ver-

folgen, während beim Erwachsenen die Federreihe den Ellbogen nur wenig überschreitet. Zwischen dem Hypopterum und dem Vorderrand des Flügels liegt eine große Zahl von kleinen Federkeimen in der Haut verborgen, welche die Zahl der im definitiven Federkleid ausgebildeten Elemente weit übertrifft.

Der Anschluß des Hypopterums an die ventrale Lateralzone gestaltet sich in ganz derselben Weise wie beim Erwachsenen. Die Federanlagen dieser Reihe tragen vom Ellbogen an ca. 4 cm lange Nestdunen, welche gegen die Brust hin an Größe zunehmen. Rings um diese Neoptile liegen pinsellose Federkeime in derselben Anordnung, wie sie die entsprechenden Dunen des Erwachsenen besitzen.

Die ventrale Lateralzone erfährt wie beim Erwachsenen am mesialen Rand ihre maximale Ausbildung. Die Unterflur ist beim Nestling schon äußerlich durch die ca. 15 mm langen Nestdunen charakterisiert, welche auf den kräftigen Federkeimen sitzen. Die Anordnung dieser Elemente ist aber eine viel regelmäßigere als beim Erwachsenen, indem sie sich in zwei sich kreuzende Kurvensysteme einordnen lassen, deren Verlauf die Fig. N darstellt.

Während wir beim Erwachsenen die ventrale Paramesalzone nur aus einer einzigen isolierten Federreihe gebildet sahen, finden wir beim Nestling eine größere Zahl pinseltragender Federkeime medial von der Unterflur verteilt. Sie lassen sich unschwer als die letzten Glieder der die Lateralbefiederung bildenden Reihen erkennen, die dann im Lauf der postembryonalen Entwicklung ihren Zusammenhang mit dieser verlieren.

Lateral von den Neoptilen der Unterflur liegen die Keime der inguinalen Puderdunen sowie zahlreiche weitere pinsellose Federanlagen in der gleichen Anordnung wie die entsprechenden Federn des Erwachsenen.

Die Befiederung der Hinterextremität zeigt auf unserm Schema ein ähnliches Bild wie beim Erwachsenen, indem die dort beschriebenen Federgruppen bereits differenziert sind. Beim genauen Vergleiche finden wir aber beim Nestling diese Komplexe von einer größern Zahl von Elementen gebildet als beim Erwachsenen. Die Anlagen der lumbalen Puderdunen bilden einen Fleck von demselben Umriß wie beim Erwachsenen. Die ihn umgebenden Federgruppen bestehen aus kräftigen Keimen mit 1,5—2 cm langen Neoptilen. Sie bilden an seiner lateralen Begrenzung einen langgestreckten kompakten Komplex, indem sie zu kurzen Reihen angeordnet sind. Rostral von den Puderdunenfluren liegen 3—5 nach

dem Knie konvergierende Reihen dieser Federanlagen. Die einzelnen Elemente dieser Reihen sind durch Zwischenräume von mehreren Millimetern getrennt, die teilweise durch kleine, pinsellose Federkeime ausgefüllt werden. Ein Anschluß dieser femoralen Reihen an die Paramesalzone findet nicht statt.

b. Die Elemente des Nestkleides.

Wie aus der Schilderung unseres Schemas hervorgeht, sind die Neoptile Bildungen, welche den Keimen der morphologisch am höchsten differenzierten Federn zukommen. Es wurde schon oben betont, daß zwischen Keimen ohne Neoptile und Keimen mit solchen alle denkbaren Übergangsformen bestehen. Es ist z. B. unmöglich, am rostralen Teil des Halses eine Grenze zwischen diesen beiden Gruppen von Federkeimen zu ziehen. Die zunächst noch pinsellosen kleinen Anlagen des Kinns werden nach und nach an der Spitze etwas ausgezogen, mit ihrer Größenzunahme gegen den Hals hin verlängert sich diese Spitze und splittert sich schließlich in eine größere Anzahl kurzer Äste auf, welche bei noch größern Keimen bereits mit Strahlen versehen werden. Angesichts dieser Tatsachen erhalten die Neoptile eine bloß sekundäre Bedeutung gegenüber den Anlagen der definitiven Federn. Sie werden zu ephemeren Bildungen, welche an der Spitze der letztern auftreten und für kurze Zeit die erste Körperbedeckung des Nestlings darstellen. Keinenfalls dürfen wir sie aber als eine selbständige Generation von Erstlingsfedern auffassen, da sie morphologisch nichts weiter sind als die Spitzen der definitiven Federn.

Es bleibt uns demnach nur noch übrig, die Gestalt dieser embryonalen Bildungen zu beschreiben. Nach der Feststellung der Federverteilung entnahm ich der Haut eine größere Anzahl dunentragender Federkeime aus allen Teilen der Körperoberfläche und stellte davon mikroskopische Präparate her. Es erwies sich als vorteilhaft, die Federn mit Pikrinsäure zu färben, was besonders das Studium der Strahlen sehr erleichterte.

Das „Erstlingskleid“ des Nestlings besteht aus doldenförmigen Dunen, die alle nach demselben Schema gebaut sind. Von der Spitze des Federkeimes entspringen eine größere Anzahl von Ästen, im Minimum 7, im Maximum 14, in den meisten Fällen aber 10. Die Äste selbst tragen Strahlen, welche zweizeilig angeordnet sind und in regelmäßigen Abständen mit Wimpern besetzt sind. Auf Grund der Anordnung dieser Strahlen lassen sich zwei Modifikationen der

Nestdunen unterscheiden. Während Vian in seiner Beschreibung der Reihernestlinge das Dunenkleid als „peu barbelé, filiforme sur plus de moitié de sa longueur“ bezeichnet, kann ich diese Angabe nur für die Federn des Kopfes bestätigen.

Die allgemeine Form der Neoptile zeigt 7—13 Äste. Diese tragen fast immer bis zur Spitze Strahlen. Ihre Länge ist äußerst verschieden, sie schwankt zwischen 0 und 21 mm. Bei vielen Pinseln fanden sich einzelne sehr kurze, nur wenige Millimeter lange Äste, welche aber gleichgebaut sind wie die längern Äste.

Mit dieser Form ist der 2. Typus der Neoptile durch Übergänge verbunden. Es sind, wie oben schon erwähnt wurde, die Nestdunen des Kopfes, welche überhaupt die am weitesten spezialisierte Form der Neoptile darstellen. Sie bestehen meist aus 11—14 Ästen und haben eine Länge von 16—23 mm. Die Äste tragen auf ihrem untern Teil die zweizeilig angeordneten Strahlen, während ihre Enden auf eine Länge von circa 7 mm fadenförmig und ungefiedert sind. Diese freien Enden der Dunenäste bilden die „huppe érectile“, welche Vian beschreibt.

Außer den beschriebenen Ästen findet sich bei den meisten Neoptilen ein zarter schlauchförmiger Schaft, der sich aus der Mitte des Federkeimes erhebt und dessen Länge derjenigen der Äste gleichkommt. Dieses Gebilde wurde schon von R. Burckhardt bei den Neoptilen von *Rhinochetus* beschrieben, aber ohne daß seine Natur aufgeklärt worden wäre. Zunächst war ich der Meinung, dieser sog. Embryonalschaft entstehe aus der Federscheide der Neoptile, etwa in der Weise, daß diese sich der Länge nach spalten würde und so die Strahlen der Dune frei werden ließe. Es war mir aber nicht möglich, an meinen Präparaten den Anschluß des Embryonalschafts an die Federscheide des Keimes zu erkennen. Es schien vielmehr allseitig von den Ästen umgeben im Zentrum der Neoptile zu stehen.

Beim Durchsuchen der Literatur nach Angaben über dieses merkwürdige Gebilde fiel mir nun auf, daß Davies keine Mitteilungen über die Rückildung der Pulpa in den obern Teilen der Neoptile macht, sondern vielmehr gesteht, daß er diesen Prozeß nicht in allen Einzelheiten verfolgen konnte. Andrerseits war aber schon bekannt, daß die Puderdunen der Reiher ein sog. Pulpaepithel besitzen, d. h. eine verhornte Hülle, welche die Papille einschließt und die über den Federstiel noch in den Büschel der Äste hineinragt. Ähnliche Bildungen traf ich an den Puderdunen von *Circus aeru-*

ginosus, *Podargus strigoides* und *Artamus leucogaster*. Aber auch bei gewöhnlichen Konturfedern ist das Pulpaepithel schon beschrieben worden. In Pagenstecher's Allgemeiner Zoologie, Vol. 4, p. 809 ist folgende Stelle von besonderm Interesse: „Ich finde an der vorbrechenden Feder eines sich mausernden *Eclectus*, welche mit der innern Fahnenfläche um die Papille wie um einen Zapfen gelegt ist, die fertigen Fahnenteile eingeschlossen zwischen die von der Federtasche gelieferte Wurzelscheide und die Falten eines von der Papille abgelösten, verhornten Epithellagers,[1]) in welchem Zellreihen sich Schachtelhalm ähnlich ineinander schieben." Die beigefügte Abbildung läßt erkennen, daß es sich um dasselbe Pulpaepithel handelt, welches bei den Puderdunen vorkommt. Ich muß hier bemerken, daß der Name Pulpaepithel etwas irreführend ist, da er die Vorstellung erwecken könnte, daß die Pulpa sich mit einem Epithel umgebe. Dies ist aber nicht der Fall. Bei den Puderdunen von *Ardea purpurea* entsteht dieses Epithellager aus den Cylinderzellen der Federanlage, ist also ein Epidermisgebilde und entsteht nicht aus der Pulpa.

Ich bin nun zu der Überzeugung gelangt, daß der Embryonalschaft der Neoptile nichts anderes als ein solches Pulpaepithel ist, also aus den Cylinderzellen der Federanlage hervorgeht. Gestützt wird diese Ansicht durch die Tatsache, daß der Embryonalschaft aus der Mitte des Dunenbüschels hervorragt, daß er ein kollabiertes Rohr darstellt, welches deutlich der Länge nach gestreift ist, und daß seine Länge niemals diejenige der Federäste übersteigt. Die Längsstreifung des Pulpaepithels ist ein letzter Überrest der sternförmigen Gestalt der Pulpa, wie sie Querschnitte junger Embryonaldunen zeigen. Daß der Embryonalschaft sich nicht an allen Neoptilen findet, ist bei der großen Zerbrechlichkeit dieses Gebildes leicht erklärlich, doch konnte ich beim größten Teil der von mir untersuchten Nestdunen wenigstens einen kurzen Rest desselben erkennen.

Die schon bekannten Tatsachen über die Federentwicklung sind also dahin zu ergänzen, daß die Cylinderzellen beim Rückzug der Pulpa nicht nur die Hornkappen der Federseele bilden, sondern daß sie in einzelnen Fällen in ihrer ursprünglichen Gestalt als ein längsgestreiftes oder gerieftes Rohr bestehen bleiben und an der ent-

1) Von uns durch Sperrdruck hervorgehoben.

falteten Feder den „Embryonalschaft“ oder das „Pulpaepithel“ bilden.

Die Verteilung der Abstufungen der Neoptile gestaltet sich folgendermaßen: Die großen spezialisierten Nestdunen des zweiten Typus finden sich nur auf der Oberseite des Kopfes, alle übrigen Neoptile sind kräftiger und schwächer ausgebildete Dunen des ersten Typus. Von diesen liegen die größten mit 21 mm Länge in der scapularen Flur, von wo aus sie einen großen Teil des Rückens bedecken. Eine ähnliche Ausbildung dieser Federn findet sich in keinem andern Komplex, die nächstgrößten Neoptile, diejenigen der über dem Verlauf des Oberschenkels liegenden Reihen, messen bloß 16 mm. Beinahe dieselbe Länge erreichen die Neoptile der Bauchflur sowie die des thoracalen Abschnittes der dorsalen Paramesalbefiederung, doch sinkt im letztern Komplexe die Länge einzelner Federn bis auf 10 mm. Alle übrigen Körperstellen besitzen nur kleine, unscheinbare Pinsel.

Die Bedeutung der Neoptile für die Phylogenie des Federkleides.

Über die Frage, ob man in den Neoptilen ein primitives Gebilde zu erblicken hat, welches ein phylogenetisch älteres Stadium der Federentwicklung repräsentiert, finden sich sehr widersprechende Ansichten in der Literatur. Während Studer in dem Embryonalgefieder einen Zustand der Hautbedeckungen vermutet, „welcher vielleicht den Vorläufern unserer Vogelwelt in früheren Perioden eigen war“, haben andere, wie Maurer, diese Bedeutung der Neoptile völlig verneint. De Meijere betrachtet die einfachen Neoptile vieler Nesthocker als reduzierte Gebilde, nicht als primitive Federformen. Keibel bemerkt hierzu, daß die angeführten Gründe es nicht erlauben, „der Erstlingsdune ihre Bedeutung für die Phylogenie vollkommen abzusprechen“. Er weist mit Recht darauf hin, daß die Beziehungen zwischen Embryonalgefieder und definitivem Federkleid noch viel zu wenig geklärt seien, um die Frage erfolgreich zu behandeln. Ich bin nun auch der Überzeugung, daß für die Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung der Neoptile in erster Linie ihr Verhältnis zum definitiven Federkleid in Betracht fällt.

Wie aus der Beschreibung des Embryonalgefieders hervorgeht, sind die Neoptile die ersten Bildungen der Konturfederkeime, kommen also nur den höchst differenzierten Federn zu. Der Zusammenhang zwischen Konturfederkeimen und Neoptilen ist bekanntlich ein sehr

inniger, da beide aus einer gemeinsamen Papille hervorgehen, deren intermediäre Zellen zunächst die Äste der Erstlingsdune bilden, welche dann nach unten in die Äste der Konturfedern übergehen. Meiner Ansicht nach sind diese beiden Federarten keine selbständigen Generationen, sondern bilden eine genetische Einheit. Die Neoptile wäre dann nichts weiter als die erste Differenzierung derselben Zellschicht, welche später die Konturfeder ausbildet. Für die Zusammengehörigkeit von Konturfederkeimen und Neoptilen spricht ferner noch der Befund, daß die Begriffe „pinseltragender Federkeim" und „Konturfederanlage" völlig identisch sind und daß zwischen pinsellosen Federkeimen und pinseltragenden dieselben Übergänge bestehen wie zwischen Konturfedern und Dunen.

Als Bestandteile von hochdifferenzierten Federn verlieren aber die Neoptile jede Berechtigung, als primitive Federformen aufgefaßt zu werden. Sie werden im Gegenteil zu einem Merkmal der hohen Differenzierung. In einer Hinsicht haben diese Gebilde allerdings eine große Bedeutung, sie weisen darauf hin, daß die Schicht der intermediären Zellen sogar innerhalb eines Federindividuums nicht an eine bestimmte Form der Differenzierung gebunden ist, sondern je nach den äußern Umständen einfachere oder komplizierte Federformen liefern kann. Im vorliegenden Falle handelt es sich darum, ein Federkleid zu produzieren, das den jedenfalls geringen Bedürfnissen des Nestkleides genügt, und dies geschieht durch die vorläufige Ausbildung der Pinseldunen.

Daß ontogenetisch zuerst auftretende Federteile (also ihre Spitzen) phylogenetisch die jüngsten Spezialisierungen und der neueste Erwerb des betreffenden Federkeimes sein können, darauf weist auch die Tatsache hin, welche R. Burckhardt in seiner Arbeit über das Jugendkleid von *Rhinochetus* zur Kenntnis bringt: Die Spitzen der Rückenfedern zeigen die Farben des definitiven Prachtkleides, während die unterhalb der Spitze gelegenen Federteile noch die embryonalen Farben, welche auf die Geschichte der Art hindeuten, aufweisen.

IV. Die Veränderungen des Gefieders im Laufe der postembryonalen Entwicklung.

Veränderungen des Gefieders äußern sich in erster Linie in der Verschiedenheit der Federzahl bei den beschriebenen Stadien. Wenn wir zunächst die hierhergehörigen Differenzen zwischen

Nestling und Erwachsenem besprechen, so muß im voraus betont werden, daß ein exakter zahlenmäßiger Vergleich sich nicht durchführen läßt, da ein solcher angesichts des Mangels irgend welcher natürlicher Grenzen zwischen den meisten Abschnitten der Pterylose nicht denkbar ist. Hingegen läßt sich durch Abschätzen der Anzahl der Elemente dieser Abschnitte wohl ermitteln, ob im Laufe der postembryonalen Entwicklung eine wesentliche Veränderung der Federzahl stattfindet.

Der Hals weist vor allen andern Körperteilen die größte Verschiebung dieser Zahl auf. Beim Nestling sind schätzungsweise die Hälfte der beim Erwachsenen ausgebildeten Federn vorhanden. Die Zahl der Federreihen vom caudalen Ende der Halsbefiederung bis zum Ohr ist beim Nestling ca. 27, während der erwachsene Reiher deren 57 besitzt. Quer über den Hals zählen wir hingegen bei beiden etwa 13 Kurven. Es erfolgt also eine gewaltige Vermehrung der Halsfedern durch Hinzutreten neuer Elemente, die beim Nestling nicht vorgebildet waren. Nun muß allerdings zugegeben werden, daß es nicht möglich war, die mikroskopisch kleinen, zwischen den Federreihen liegenden Keime am Halse des Nestlings in Rechnung zu bringen. Von diesen Federanlagen konnte nur ein kleiner Bruchteil in unser Schema eingezeichnet werden, da sie bei den bei unserer Methode anwendbaren Vergrößerungen nicht deutlich erkannt werden können. Andrerseits liegen aber auch beim Erwachsenen eine so große Zahl kleiner Dunen zwischen den Reihen, welche wir nicht in die Schätzung einbezogen haben, daß wir bei unserm Vergleich keinen großen Fehler begangen haben. Jedenfalls kann die Behauptung Maurer's nicht als erwiesen betrachtet werden, daß die Anlagen von allen Federn embryonal vorhanden sind und später keine Vermehrung mehr stattfindet. Das letztere scheint auch darum sehr unwahrscheinlich zu sein, weil gewisse Veränderungen im Federkleid nur durch Einschaltung neuer Elemente während des postembryonalen Lebens möglich sind. Hierher gehört die Ausfüllung des Apteriums am caudalen Ende der Unterkieferkante. Dieses beim Nestling noch völlig federlose Halsstück ist nämlich beim Erwachsenen verschwunden, indem die Federreihen den gesamten Raum zwischen den seitlichen Befiederungen des Unterkiefers einnehmen. Es scheint diese Veränderung zu dem Längenwachstum des Schnabels in enger Beziehung zu stehen. Letzteres beeinflußt nämlich in hohem Maße das zwischen den beiden Unterkieferästen gelegene Hautstück, indem dieses nach und nach, der Streckung des

Vorderschnabels folgend, rostral vorgezogen wird. Während dieses Prozesses wird das Apterium durch die von der Kehle her vorrückenden und sich verlängernden Federreihen allmählich ausgefüllt.

Die starke Vermehrung der Halsfedern läßt sich wachstumsphysiologisch leicht deuten, indem wir sie auf die starke Streckung des Halses während der postembryonalen Entwicklung zurückführen können. Das Verhältnis der Federzahlen 1 : 2 steht in Einklang mit dem Verhältnis der relativen Halslängen, da ja beim Erwachsenen dieser Körperteil die doppelte Zahl Dorsalwirbeleinheiten mißt wie beim Nestling.

In der dorsalen Paramesalzone bleibt im ganzen die Zahl der Federn gleich. Wir finden beim Erwachsenen gleichviel Konturfedern, wie wir pinseltragende Keime beim Nestling gezählt haben. Hingegen ist der thoracale Komplex bei letzterm von einer großen Zahl pinselloser Federanlagen umgeben, sowohl medial als auch besonders lateral, von welchen wir nur etwa die Hälfte beim Erwachsenen wiederfinden. Es könnte hier beim Nestling insofern ein primitiverer Zustand vorliegen, als die Reduktion des Gefieders der Medianzone noch nicht so weit vorgeschritten ist wie beim Erwachsenen.

In der Gegend des Schwanzes treten zu den beim Nestling bereits vorhandenen Federn beim Erwachsenen eine größere Zahl von Elementen. Hierher gehören die die Mündung der Bürzeldrüse umgebenden Dunen sowie die zwischen den Schwanzfedern liegenden Dunenreihen, also Federn, die im Dienste von ontogenetisch spät auftretenden Organen stehen und deshalb beim Nestling noch fehlen.

Auf der Ventralseite des Halses, wo er sich an den Rumpf ansetzt, haben wir beim Nestling mehrere Reihen kleiner Federanlagen getroffen. Diese verschwinden im spätern Alter großenteils und sind beim Erwachsenen nur noch andeutungsweise vorhanden.

Eine Reduktion der Federzahl findet auch in der ventralen Paramesalzone statt, indem die beim Erwachsenen isoliert verlaufende Federreihe beim Nestling sich noch als Bestandteil der Unterflur darstellt und erst durch Wegfallen einzelner Zwischenglieder von dieser losgetrennt wird. Diese Abtrennung bildet jedenfalls nur eine Phase jenes großen Reduktionsprozesses, welcher die gesamte Befiederung der medianen Bauchfläche zum Verschwinden brachte.

Bedeutende Veränderungen in der Zahl der Federn erleidet der scapulare Komplex. Während er beim Nestling aus etwa 40 pinsel-

tragenden Federkeimen gebildet wird, sind beim Erwachsenen 65—70 größere Konturfedern vorhanden. Eine große Zahl pinselloser Federkeime, welche beim Nestling das caudale Ende des Komplexes umsäumen, die sich beim Erwachsenen nicht alle wiederfinden, läßt es als nicht unmöglich erscheinen, daß die Schulterflur durch Einbeziehen solcher Elemente sich vergrößere.

Auf der Oberseite des Flügels, hauptsächlich im Gebiet des Unterarmes, konnte beim Nestling nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Federn nachgewiesen werden, die wir auf dem Schema des erwachsenen Flügels eingetragen hatten. Die Anlagen der Schwingen und der Tectrices majores sind allerdings in derselben Zahl vorhanden wie beim Erwachsenen, hingegen besteht schon die Reihe der Tectrices mediae nur aus halb so viel Federn wie bei diesen, und dasselbe gilt für die Tectrices minores. Die zwischen den letztern eingereihten Dunen fehlen beim Nestling ebenfalls. Hier müssen also im Laufe der postembryonalen Entwicklung neue Federkeime gebildet werden, denn die später auftretenden Elemente können schon aus dem einfachen Grunde nicht embryonal angelegt sein, weil sie auf dem Flügel des Nestlings gar keinen Platz hätten. Die Federkeime des letztern sind nämlich so eng, fast mosaikartig aneinander gereiht, daß sie die ganze Hautfläche in Anspruch nehmen. Erst mit der Ausbildung des Propatagiums wird diese Fläche so vergrößert, daß für eine reichere Befiederung Platz geschaffen wird. Nun erfolgt aber die Entwicklung der Flughaut ontogenetisch sehr spät, und darum dürfen wir in der einfachen Befiederung des Flügels nicht etwa einen primitiven Zustand erblicken, sondern wir haben es mit einer durch die Verhältnisse des Nestlebens bedingten Verzögerung in der Entwicklung eines Organs zu tun, das doch wohl einen der ursprünglichsten Bestandteile des Flugapparats der Vögel darstellt.

Im Gegensatz zur Oberfläche des Flügels wird seine Unterseite im Laufe der postembryonalen Entwicklung ärmer an Elementen. Beim Nestling war beinahe die ganze Hautfläche mit kleinen, pinsellosen Federanlagen bedeckt, während dieselbe Fläche beim Erwachsenen trotz ihrer Vergrößerung ein Apterium mit ganz spärlich eingestreuten Dunen bildet.

Eine wesentliche Reduktion der Federzahl findet auch im Umkreis des lumbalen Puderdunenfleckes statt, besonders in der Richtung gegen das Knie hin, wo wir beim Erwachsenen an Stelle der dicht-

gedrängten Fluren des Nestlings nur wenige zerstreut liegende Federn nachgewiesen haben.

In der Differenzierung der Federn tritt im ganzen während des postembryonalen Lebens keine Änderung ein. Die pinsellosen Federkeime entwickeln sich zu Dunen, die Neoptile werden durch Konturfedern ersetzt. Hingegen verschieben sich die Kulminationspunkte dieser Differenzierung insofern, als der höchste Grad der Differenzierung beim Erwachsenen von andern Federn erreicht wird als beim Nestling. Mit andern Worten: Die höchstentwickelten Neoptile finden sich nicht an denjenigen Stellen, welche beim Erwachsenen die höchstentwickelten Konturfedern tragen.

Wir haben bereits oben gesehen, daß der Höhepunkt der Entwicklung von den Neoptilen des Kopfes erreicht wird. Beim Erwachsenen trägt diese Stelle aber außer 2 langen Schmuckfedern nur verhältnismäßig kleine Federn. Im übrigen wird im Nestgefieder das Hauptgewicht auf die Neoptile des scapularen Komplexes, der femoralen Reihen und der ventralen und dorsalen Fluren gelegt. Diese Stellen besitzen aber im erwachsenen Gefieder nur zum Teil hochdifferenzierte Federformen. Eine gewisse Übereinstimmung im Differenzierungsgrad läßt sich höchstens für die Federn der Schulter und des Rückens konstatieren. Die Konturfedern des Bauches sind hingegen nur Elemente mittlerer Größe, während an die Stelle der großen femoralen Pinsel nur unscheinbare Federn treten.

Andrerseits stellen im erwachsenen Gefieder die Schwingen und Steuerfedern den Höhepunkt der Konturfederentwicklung dar. Die den Schwungfedern entsprechenden Neoptile sind aber Gebilde, die nur eine kärgliche Bedeckung des Flügels darstellen; die Neoptile der Steuerfedern werden sogar von denjenigen ihrer Deckfedern an Größe übertroffen.

Diesen Veränderungen des Differenzierungsgrades kommt kaum irgend welche Bedeutung für die Genese des Federkleides zu. Da wir die Neoptile als Gebilde auffassen, die nur den Zwecken des Nestlebens angepaßt sind, und sie nicht als generelle Federformen betrachten, können wir auch in der Verteilung ihrer verschiedenen Differenzierungsgrade nicht einen Anklang an ein phylogenteisch älteres Stadium des Federkleides erblicken. Wir können bloß konstatieren, daß das Nestkleid im allgemeinen in den Rahmen der Differenzierung des Erwachsenen eingepaßt ist, daß aber in den

Einzelheiten einige Abweichungen vorhanden sind, welche den Zweck haben, den Verhältnissen des Nestlebens gerecht zu werden.

Bedeutender als die Veränderungen des Differenzierungsgrades der Einzelfedern sind die Modifikationen, welche der Geometrisierungsgrad der Abschnitte des Federkleides erleidet.

Der Hals des Nestlings erfreut sich einer durchgehenden Geometrisation der Anordnung seiner Elemente, welche sich darin äußert, daß diese in die Schnittpunkte zweier sich kreuzender Systeme von Kurven eingeordnet sind. Diese regelmäßige Anordnung wird mit der Ausbildung des definitiven Federkleides auf dem größern Teil des Halses verwischt. Beim Erwachsenen sind nur noch die Lateralzonen geometrisiert, während die Federn der Medianzonen regellos angeordnet sind und sich nicht mehr in Kurven einreihen lassen. Die Lateralzonen werden dadurch weit mehr aus dem Zusammenhang mit der übrigen Befiederung herausgehoben, als dies beim Nestling der Fall war.

In der dorsalen Paramesalzone verhalten sich die beiden Abschnitte in bezug auf ihre Geometrisation völlig verschieden. Der thoracale Abschnitt besitzt nicht nur im Nestkleid wie im definitiven Federkleid die gleiche Zahl Neoptile resp. Konturfedern, sondern auch die Anordnung dieser Elemente erleidet keine Veränderungen. Hingegen bestehen für den lumbalen Abschnitt bedeutende Abweichungen der beiden Stadien. Beim Nestling sind die Keime dieser Zone regelmäßig geordnet, teilweise glaubt man sogar Bruchstücke von Federreihen zu erkennen, welche von den Rumpfseiten nach der Medianlinie und zugleich etwas caudal konvergieren, während von alledem beim Erwachsenen nichts mehr zu finden ist. Im definitiven Federkleid liegen kleinere Konturfedern und Dunen regellos durcheinander, und besonders gegen den Schwanz hin herrscht in der Stellung der Federn keinerlei Ordnung.

Im Gebiete der Unterflur findet eine ähnliche Verwischung der Geometrisierung statt. Wie die Halsbefiederung können wir auch die Federanordnung dieser Zone beim Nestling durch ein Netz von Kurven darstellen. Diese letztern sind aber beim Erwachsenen nicht nur bedeutend kürzer geworden, sondern sind teilweise so undeutlich, daß der Versuch, ihren Verlauf einzuzeichnen, sich nicht mehr lohnen würde. Es geht also in diesem Teil des Federkleides eine Reduktion des Geometrisierungsgrades Hand in Hand mit der Zurückbildung der medialen Befiederung.

Die Oberseite des Flügels nimmt hinsichtlich der Veränderungen ihrer Geometrisierung eine ganz eigentümliche Stellung ein.

Der scapulare Komplex besitzt im Nestkleid noch die ursprüngliche geometrische Anordnung der Federn, die sich mit derjenigen des paramesalen Komplexes in Einklang bringen läßt, indem in beiden Fluren die Federreihen gleich verlaufen. Im erwachsenen Gefieder ist diese Übereinstimmung aber gänzlich verwischt, da durch die Ausbildung der großen Konturfedern am caudalen Ende der Schulterbefiederung die Anordnung aller übrigen Elemente in Mitleidenschaft gezogen wird. Jene hochspezialisierten Federn stehen aber in Reihen, welche der Längsachse des Flügels parallel laufen, sind also auch wieder geometrisch angeordnet. Die primäre, ontogenetisch frühere Geometrisation des Nestkleides wird in diesem Falle durch eine sekundäre, dem Erwachsenen eigne Geometrisation ersetzt, die in der funktionellen Spezialisierung einzelner Elemente ihren Grund hat.

Ähnliche Verhältnisse treffen wir auf der Oberfläche des Unterarmes an. Das Nestgefieder besitzt an dieser Stelle fast in vollem Umfange eine Anordnung der Federn in Reihen, welche die Längsachse des Flügels unter 45° kreuzen. Diese Gruppierung läßt sich auf zwei sich rechtwinklig kreuzende Kurvensysteme zurückführen und stellt darum jedenfalls die ursprüngliche Geometrisation dieser Federn dar (vgl. Kap. VI). Beim Erwachsenen ist diese primäre Geometrisierung auf eine schmale Zone beschränkt, während die gesamte Befiederung des Hinterrandes des Flügels in Längsreihen angeordnet ist, also eine sekundäre Geometrisierung besitzt.

Auf der Unterseite des Flügels bleibt die Anordnung der Federn während des Nestlebens dieselbe, der Geometrisierungsgrad bleibt demnach unverändert.

Die Befiederung der Hinterextremität erleidet während der postembryonalen Entwicklung durchweg eine Verwischung ihrer ursprünglichen Regelmäßigkeit. Im Nestgefieder sind sämtliche pinseltragenden Federkeime in Reihen gestellt, beim Erwachsenen hingegen suchen wir vergebens nach einer solchen Anordnung.

In bezug auf den Geometrisierungsgrad ergibt der Vergleich von Nestkleid und erwachsenem Gefieder, daß beinahe alle Abschnitte der Pterylose im Nestkleid mit einer reichern Geometrisation ausgestattet sind und daß diese mit der Ausbildung des definitiven Federkleides zu einem großen Teil zerstört wird.

Fragen wir nun, wie sich diese Auszeichnung eines ontogenetisch

jüngern Stadiums deuten lasse, so muß in erster Linie betont werden, daß die Geometrisierung des hochdifferenzierten Federkleides der Reiher nicht auf irgend welche es gegenwärtig noch beeinflussenden physiologischen Faktoren zurückgeführt, sondern funktionell nur gedeutet werden kann aus den Bedürfnissen einer phylogenetisch ältern generellern Pterylose, für welche wir die geometrische Einheit vorausgesetzt haben. Ein hoher Grad der Geometrisierung, der mit dieser hypothetischen Einheit in Einklang steht, ist demnach als Zeichen ursprünglichen Verhaltens aufzufassen. Dem Nestkleide kommt aber diese Eigenschaft in größerm Umfange zu als dem erwachsenen Federkleide, da sich die Anordnung seiner Elemente wenigstens zu einem großen Teil auf ein einheitliches Schema zurückführen läßt und weil das Prinzip der Federstellung in rechtwinklig sich kreuzende Reihen beinahe überall dasselbe ist. Das Nestkleid besitzt also eine generellere Anordnung seiner Federn als das Gefieder des Erwachsenen und bildet in dieser Hinsicht eine Reminiszenz an jene ancestralen Formen der Pterylose, die sich einer reichern Geometrisation erfreuten.

Nun muß allerdings zugegeben werden, daß ein Teil der Zerstörung dieser ursprünglichen Geometrisierung auf Rechnung physiologischer Faktoren zu setzen ist. Es lassen sich nämlich zwei verschiedene Prozesse unterscheiden, welche beide die geometrische Anordnung der Federn verwischen, aber zu einem entgegengesetzten Resultat führen.

In den einen Fällen (Scapularflur, Flügel) wird die Geometrisierung zerstört durch Spezialisierung von einzelnen Federn. Das Ergebnis ist eine sekundär geometrische Anordnung. Da es sich bei dieser Spezialisierung um die Ausbildung von Organen handelt, welche ontogenetisch retardiert sind, messen wir diesen Veränderungen der Federgruppierung keine genetische Bedeutung zu. In allen übrigen Fällen hingegen geschieht die Verwischung der ursprünglichen Geometrisation durch Reduktion von Federkomplexen; ihr Resultat ist eine sekundär diffuse Anordnung der Federn. Wir nennen eine solche Gruppierung sekundär diffus, weil wir voraussetzen, daß das geometrisierte Federkleid aus einem noch ältern mit diffuser Anordnung der Elemente entstanden sei. Dies sind die zwei während des postembryonalen Lebens sich abspielenden Prozesse, welche in verschiedener Weise dieselbe Wirkung haben und von denen der eine die ontogenetische Rekapitulation eines stammes-

geschichtlichen Entwicklungsvorganges darstellt, während der andere cänogenetischer Natur ist.

Zum Schluß bleibt uns noch übrig, einen Blick auf diejenigen Umgestaltungen des Gefieders zu werfen, welche das Gesamtbild der Pterylose am meisten verändern. Es sind dies die Verschiebungen, welche die Größenverhältnisse der einzelnen Federkomplexe erfahren. Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß diese Proportionsverschiebungen des Gefieders auf die Änderungen der äußern Körperformen zurückzuführen sind und mit ihnen parallel gehen. Da wir bei der Betrachtung der allgemeinen Proportionen auf die pterylographische Gliederung keine Rücksicht genommen haben, fügen wir hier zur Ergänzung einige Messungen bei, welche die Veränderungen der letztern veranschaulichen sollen. Dabei muß aber voraus bemerkt werden, daß diese Messungen mit den oben behandelten nicht übereinstimmen, da sie nicht an demselben Objekt wie jene vorgenommen werden konnten und da auch die Methode der Messung nicht die gleiche war.

Wir beschränken uns bei diesem Vergleich darauf, die Längen einiger Federkomplexe, welche die Hauptlinien der Pterylose bilden, einander gegenüberzustellen. Sie illustrieren am besten, wie sehr die relative Größe der einzelnen Abschnitte sich ändert. Die Maße sind an unsern pterylographischen Schemata gewonnen und sofort auf Dorsalwirbeleinheiten umgerechnet worden. Unter N II stehen die relativen Längen des Nestlings, unter E diejenigen des Erwachsenen. Wq bezeichnet den Wachstumsquotienten, also das Verhältnis der Zahlen E zu N II.

Tabelle VI.

Proportionsverschiebungen einzelner Federkomplexe.

	N II	E	Wq
Dorsale Paramesalbefiederung			
thoracaler Abschnitt	8,6	5,7	0,66
caudaler Abschnitt	13,4	7,8	0,59
Länge der Unterflur	24,2	13,3	0,55
Länge der thoracalen Puderdunenflur	6	4	0,66
Länge der inguinalen Puderdunenflur	8	3,5	0,43
Länge der lumbalen Puderdunenflur	7,5	2,9	0,39
Länge Trochanter—Knie	8,4	5,1	0,61

Wie man sieht, sind sämtliche Wachstumsquotienten kleiner als 1, es sind also die Federkomplexe des Rumpfes beim Nestling

relativ größer als beim Erwachsenen. Wir hatten oben gesehen, daß der Wachstumsquotient der Rumpfwirbelsäule 0,8 ist. Die Quotienten der einzelnen Abschnitte der Rumpfbefiederung schwanken aber zwischen 0,66 und 0,39, haben also ein noch geringeres Wachstum als die thoracocaudale Wirbelsäule. Am auffallendsten tritt diese Erscheinung an dem Verhalten des thoracalen Abschnittes der Rückenbefiederung hervor, der neben der Dorsalwirbelsäule liegt und von dem deshalb zu erwarten wäre, daß sein Wachstumsquotient sich der Zahl 1 nähern würde. Er ist aber bloß 0,66. Dieselben Verhältnisse finden wir auf der entgegengesetzten Seite des Rumpfes, wo wir die Länge des thoracalen Puderdunenfleckes sich in demselben Verhältnis verändern sehen. Die Quotienten der inguinalen Puderdunenflur und der gesamten Unterflur zeigen, daß auch ventral die caudalen Partien relativ weniger wachsen als die der rostralen Hälfte des Rumpfes. Merkwürdig ist die relative Größe des lumbalen Puderdunenfleckes beim Nestling, wo er 8,4 DV lang ist, um dann während der postembryonalen Entwicklung auf 2,9 DV zusammenzuschrumpfen. Wie die letzten Längenmaße der obigen Tabelle zeigen, weicht dieses Wachstum von dem der umliegenden Komplexe in hohem Grade ab.

V. Allgemeine Charakteristik des Nestkleides.

Aus dem Vergleiche von Nestgefieder und definitivem Federkleide resultiert folgende Charakterisierung des Nestkleides:

Die Elemente des Nestkleides sind Federanlagen, welche eine Differenzierung nach zwei extremen Richtungen aufweisen. Die einen sind völlig in der Haut verborgen und haben noch keine funktionelle Bedeutung. Die andern ragen mit ihrer Spitze über die Oberfläche der Haut hinaus und tragen die Neoptile. Diese sind nicht als selbständige Federgeneration aufzufassen, sondern als ephemere Gebilde, welche den Bedingungen des Nestlebens angepaßt sind und eine vorübergehende Differenzierung der Spitzen der spätern Konturfedern darstellen.

Der relative Differenzierungsgrad der Elemente ist beim Nestling im ganzen derselbe wie beim Erwachsenen. Die Konturfedern des letztern finden wir durch die pinseltragenden Keime repräsentiert, die spätern Dunen hingegen als pinsellose, äußerlich nicht sichtbare Federanlagen vorgebildet. Beide Differenzierungsformen sind wie beim Erwachsenen durch Übergänge miteinander verbunden.

Die Abweichungen vom Differenzierungsgrad des Erwachsenen sind beim Nestling gering und beschränken sich auf die Skala der Abstufungen innerhalb der einzelnen Differenzierungsformen.

Der Geometrisierungsgrad des Nestkleides ist in den Hauptzügen derselbe wie der des erwachsenen Federkleides. Die pinseltragenden Federkeime bilden in stark geometrisierter Anordnung mehr oder weniger scharf umschriebene Komplexe, die mit den Konturfederkomplexen des Erwachsenen identisch sind, während die pinsellosen Federanlagen die übrigen Flächen der Haut einnehmen, ohne jene Regelmäßigkeit der Anordnung zu besitzen. Wie beim Erwachsenen läßt sich keine scharfe Grenze zwischen beiden Arten von Federkomplexen ziehen.

Angesichts dieser Übereinstimmmungen zwischen Nestkleid und definitivem Federkleid scheinen wesentliche Differenzen des Geometrisierungsgrades beinahe ausgeschlossen. Die vorhandenen Unterschiede sind aber doch bedeutend genug, um einige Schlüsse über die Genese des Federkleides zuzulassen.

In diesem Sinne wertlos, aber am stärksten hervortretend sind die Differenzen, welche sich aus dem Vergleich der Proportionen der einzelnen Federkomplexe ergeben. Sie sind in Übereinstimmung mit der äußern Körpergestalt beim Nestling stark verschieden von denjenigen des Erwachsenen.

Als genetisch wichtig müssen wir dagegen die Unterschiede in der Zahl der Federelemente in Anspruch nehmen. Im ganzen findet zwar im Laufe der postembryonalen Entwicklung eine starke Vermehrung der Federn statt, doch läßt sich diese mit Leichtigkeit auf relativ starkes Wachstum der betreffenden Körperteile zurückführen, indem sie an solchen Stellen auftritt, deren relative Größe während der Entwicklung bedeutend zunimmt, wie z. B. am Hals und am Flügel.

In den übrigen Komplexen fällt dagegen der Vergleich der Federzahlen zu ungunsten des Erwachsenen aus, indem während der postembryonalen Entwicklung einzelne Elemente in Wegfall geraten. Diese Spuren einer reichern Befiederung in frühen Entwicklungsstadien bestärken uns aber in der Annahme, daß auch die Reiher mit ihrem hochdifferenzierten Gefieder von Vögeln mit einem an Zahl der Elemente reichern Federkleide abstammen müssen.

Sehr beachtenswert ist ferner die Tatsache, daß die Geometrisierung der Elemente im Nestkleide deutlicher ausgeprägt ist als beim Erwachsenen. Die große Regelmäßigkeit des erstern läßt sich

zwar zum Teil darauf zurückführen, daß die Abstufungen innerhalb der pinseltragenden Federkeime noch nicht so weit gediehen sind wie beim Erwachsenen, wo eine größere Zahl von Elementen funktionell stark in Anspruch genommen und damit aus dem geometrischen Zusammenhang mit den übrigen Federn herausgerissen wird. Wenn wir aber von dieser durch mangelnde Differenzierung bedingten größern Geometrisierung des Nestkleides absehen, so ist unverkennbar, daß eine weit größere Zahl seiner Federkeime in sich kreuzende Reihen angeordnet ist als beim Erwachsenen. Dieser Tatbestand ermöglichte uns die Herstellung des geometrischen Schemas, was auf Grund des definitiven Federkleides mit seiner geringen Geometrisierung nicht möglich gewesen wäre. Sehr wichtig scheint dabei, daß auch die im Laufe der postembryonalen Entwicklung in Wegfall geratenden Federn sich in dieses Schema eingliedern lassen, sodaß der Nachweis einer reichern Geometrisierung in Verbindung mit einer reichern Befiederung eine wertvolle Stütze für unsere Annahme bildet, daß das primäre Federkleid der Vögel auch geometrisch eine Einheit gebildet habe und daß die heutigen Bestandteile der Pterylose nur Ausschnitte aus einem den ganzen Körper überziehenden System von streng geometrisch geordneten Integumentalgebilden seien.

VI. Die Mechanik der Federanordnung.

Wie schon bei der Beschreibung des Nestgefieders hervorgehoben wurde, ist der Grad der Geometrisierung am Hals des Nestlings ein so hoher, daß es möglich war, die einzelnen Federreihen über den Hals hin auf den Kopf zu verfolgen und die Existenz zweier Systeme von solchen Reihen zu konstatieren. Auf Grund der oben beschriebenen Federschemata habe ich versucht, diese Systeme von Federreihen auf dem Hals und auf der Unterseite des Nestlings einzuzeichnen. Nach mehreren mißglückten Versuchen gelang es, den Verlauf der Linien auch in den weniger regelmäßigen oder durch die Präparation verzerrten Teilen so einzutragen, daß sämtliche Federn und Federanlagen in die Schnittpunkte der beiden Systeme zu liegen kamen. Auf diese Weise entstand die Fig. N. Das so gewonnene Bild der Halsbefiederung zeigte nun auffallende Ähnlichkeit mit jenen Kurvensystemen, die in der Festigkeitslehre als orthogonale Trajektorien bekannt sind. Solche Trajektorien-

systeme gelangen in der organischen Natur überall da zur Ausbildung, wo hohe mechanische Anforderungen an ein Gewebe gestellt werden und diesen Anforderungen mit einem Minimum von Material-

Fig. N. *Ardea purpurea.* Nestling II.
Schema der Geometrisation des Federkleides von Kopf, Hals und Ventralseite.

aufwand genügt werden muß. Es erschien darum wohl gerechtfertigt, zu untersuchen, ob auch in dem vorliegenden Falle durch die Stellung der Federn in analoger Weise mechanische Anforde-

rungen nach diesem sogenannten Minimum-Maximum-Prinzip erfüllt werden.

Bei der Durchführung dieser Untersuchung sind wir von der klassischen Arbeit von W. Roux über die Struktur der Schwanzflosse des Delphins ausgegangen. In ähnlicher Weise wie dort ergeben sich für unser Objekt folgende Fragestellungen:

1. In welcher Weise wird die Haut resp. die Körperoberfläche mechanisch in Anspruch genommen?

2. In welchen Beziehungen stehen die einzelnen Federn zu den auf die Haut wirkenden Kräften?

3. Läßt sich aus diesen Beziehungen irgend ein Zusammenhang zwischen der mechanischen Inanspruchnahme der Körperoberfläche und der Gruppierung der Federn nach einem bestimmten geometrischen Schema ableiten?

Wenn wir uns über die mechanische Inanspruchnahme der Körperoberfläche Rechenschaft geben wollen, also danach fragen, durch welche Kräfte Spannungen in der Haut hervorgerufen werden, so werden wir in erster Linie an die Bewegungen einzelner Körperteile zu denken haben. Diese sind in der Tat die Ursache von Zerrungen und Dehnungen, welche die Haut erfährt. So wird die Flugbewegung die Haut in den Richtungen nach den Insertionsstellen der Flugmuskulatur in Mitleidenschaft ziehen; ebenso erfährt bei manchen Vögeln die Haut des Halses regelmäßige Dehnungen in der Längsrichtung, hervorgerufen durch das eigentümliche Vorschnellen des Kopfes beim Gehen. In allen diesen Fällen sind aber die auf die Haut einwirkenden Kräfte auf einzelne Körperzonen beschränkt und wirken nur nach ganz bestimmten Richtungen. Eine Beziehung zwischen diesen lokalen mechanischen Einflüssen und der der gesamten Pterylose eignen Geometrisierung ist kaum denkbar. Wir müssen vielmehr die Antwort auf die Frage nach der mechanischen Beeinflussung der Haut in einer andern Richtung suchen.

Wir gehen dabei aus von den allgemeinsten Tatsachen über das Integument der Vögel. Daß man den Vogel an den Federn erkennt, weist schon darauf hin, daß die Vögel sich durch eine vollkommen eigenartige Differenzierung ihrer Epidermisgebilde auszeichnen. Während bei den Reptilien diese Bildungen meistens in Form von Hornschuppen und Platten auftreten, werden bei den Vögeln aus demselben Material die Federn geschaffen, Gebilde, deren

Volumen viel größer ist als das jener Epidermisprodukte. Sie verdecken infolge ihrer Anordnung die wahre Körpergestalt vollständig und bedingen beinahe allein die äußere Erscheinung des Vogels. Zudem haben sie ihr passives Verhalten aufgegeben und besitzen besondere Bewegungsapparate, welche ihnen ermöglichen, die Träger der mannigfachen Funktionen des Gefieders zu sein.

Durch die Ausbildung des Federkleides erfährt aber die Haut eine wesentliche Belastung, indem sie zur Basis für ein so hoch differenziertes Organ verwendet wird. Diese Belastung ist das Resultat sowohl des passiven wie des aktiven Verhaltens der Federn zur Hautoberfläche. Auf der einen Seite bildet jede einzelne Feder eine Komponente der Belastung, da sie vermöge ihrer Gestalt, die einem einseitigen Hebel sehr nahe kommt, einer besonders starken Fixation bedarf. Die Belastung der Haut ist demnach an sämtlichen befiederten Körperstellen vorhanden. Andrerseits wird aber diese durch das Gewicht der Federn verursachte Belastung noch durch eine weitere mechanische Inanspruchnahme vermehrt. Die zur aktiven Bewegung der einzelnen Federindividuen erforderliche Muskulatur bedarf nämlich der Ansatzstellen außerhalb der Feder, und diese müssen notwendigerweise im Gebiet der Haut liegen.

Nachdem wir uns darüber klar geworden sind, welche großen Anforderungen das Federkleid an die Haut stellt, mag es wohl gerechtfertigt erscheinen, zu untersuchen, ob nicht in der Ausbildung des Federkleides die Ursachen jener eigentümlichen Geometrisierung zu suchen seien.

Von den oben gestellten Fragen wären demnach 1 und 2 dahin zu beantworten, daß die Federn selbst es sind, welche in erster Linie Spannungen in der Haut hervorrufen und diese belasten. Unsere weitere Aufgabe wird nun sein, zu prüfen, ob die geometrische Anordnung der Federn vom Standpunkt dieser mechanischen Beanspruchung aus verständlich erscheint.

Es ist klar, daß bei einer derartigen Belastung einer Unterlage, wie sie die Haut durch das Federkleid erleidet, Vorkehrungen getroffen werden müssen, welche die Tragkraft der Haut erhöhen. Diese Aufgabe, welche dem Organismus mit der Entwicklung des Federkleides erwächst, wird aber bedeutend erschwert durch die Beschaffenheit der Haut, welche im allgemeinen sehr zart und dünn ist und demnach eine schlechte Basis für die Federn mit ihren großen mechanischen Anforderungen bildet, besonders wenn wir berücksichtigen, daß andere Tiere mit starker Entwicklung der

Epidermisgebilde eine entsprechend verstärkte Cutis besitzen. Eine Verdickung der Haut wäre in dem vorliegenden Falle auch nicht denkbar, da die allgemeinen Organisationsverhältnisse des nach einem bestimmten Schema gebauten Vogelkörpers einen solchen Materialaufwand nicht gestatten würden.

Ein weiterer Punkt, der die Tragfähigkeit der Haut auf ein Minimum herabzusetzen geeignet ist, ist ihre lockere Verbindung mit ihrer Unterlage, indem größere Bezirke, wie der Hals, gar nicht fest auf dieser aufliegen, sondern ein loses Futteral darstellen, in welchem der betreffende Körperteil sich mehr oder weniger frei bewegt.

Trotz dieser Einschränkung sind aber mehrere Möglichkeiten denkbar, mit welchen die Kompensation der Belastung erreicht werden kann. Das radikalste Mittel besteht jedenfalls darin, den Federn eine neue Basis zu verschaffen, sodaß sie die Haut gar nicht mehr in Mitleidenschaft ziehen. Dies geschieht auch tatsächlich mit extrem spezialisierten Federn, wie Remiges und Rectrices, welche auf direkt unter der Haut liegenden Knochen fixiert und damit ihrer ursprünglichen Grundlage ganz entzogen werden. Für die mechanische Belastung der Haut fallen diese Federn außer Betracht.

Ein weiterer Weg, auf dem ein Ausgleich der Belastung erreicht werden kann, besteht darin, daß die Federn nicht gleichmäßig über die Körperoberfläche verteilt werden, sondern sich zu größern oder kleinern Komplexen zusammenschließen, welche insbesondere in bezug auf die aktive Bewegung der Elemente eine Einheit bilden. Dieser Punkt spielt jedenfalls bei der Differenzierung von Fluren und Rainen eine nicht zu unterschätzende Rolle.

Diese beiden Möglichkeiten sind aber nur bei hochdifferenzierter Pterylose denkbar. Bei einer mehr oder weniger diffusen Verteilung wenig spezialisierter Federformen über die ganze Haut muß dieses Organ in seinem ganzen Umfang den mechanischen Anforderungen gerecht werden. Da diese sich in Form von Zugkräften äußern, erwächst daraus dem Organismus die Aufgabe, die gesamte Haut zu einer möglichst zugfesten Unterlage zu gestalten und zwar so, daß der Vogelkörper möglichst wenig belastet wird, d. h. mit einem Minimum von Materialaufwand.

Nachdem wir so die dem Organismus offenstehenden Wege zur Erreichung des gestellten Zieles skizziert haben, kehren wir wieder zu unserm geometrischen Schema zurück, um es auf Grund der gewonnenen Gesichtspunkte zu analysieren.

Da die Belastung der Haut die Summe der Zugkräfte ist, welche die einzelnen Federn ausüben, gewinnen die Linien, welche die beiden Trajektoriensysteme bilden, eine ganz besondere Bedeutung. Sie verbinden die Angriffspunkte sämtlicher Komponenten der vom Federkleid auf die Haut ausgeübten Zugkraft, sind also unzweifelhaft diejenigen Linien, welche von dieser Kraft am stärksten in Mitleidenschaft gezogen werden. Es ergibt sich demnach als erstes Resultat unserer Untersuchung, daß die Trajektoriensysteme unseres Schemas von Linien stärkster mechanischer Belastung gebildet werden.

Noch wichtiger werden aber die Kurven durch die Tatsache, daß ihr Verlauf, den wir bloß auf Grund der Federgruppierung eingezeichnet hatten, durch einen anatomischen Befund eine Bestätigung findet. Die zur Bewegung der Federn dienende Hautmuskulatur ist nämlich so angeordnet, daß die einzelnen Muskelbündel die Federn in der Richtung dieser Linien verbinden, indem sie von der Basis jeder Feder in 4 um 90° verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Dabei greifen die Bündel der korrespondierenden Muskeln mit ihren Ursprungsstellen so ineinander, daß eine kontinuierliche Verbindung von Feder zu Feder geschaffen wird. Da diese Verbindung aber in der Richtung der Federreihen stattfindet, entstehen Ketten von Muskeln, welche mit den Linien unseres Schemas zusammenfallen. Diese aus kontraktilen Elementen gebildeten Ketten besitzen aber eine bedeutende Zugfestigkeit, welche diejenige der übrigen Teile der dünnen und schwachen Haut bedeutend übertrifft. Die Federreihen werden so zu Linien größter Widerstandsfähigkeit, und wir dürfen die Kurven unseres Schemas kurzerhand als Zugfasern in Anspruch nehmen. Nun sind sie aber zugleich Linien stärkster Belastung. Wir kommen demnach zu dem Resultat, daß die Linien größter mechanischer Beanspruchung verstärkt und zugfest gemacht worden sind.

Wie im Knochengewebe des Femurhalses die Knochenbälkchen den Zug- und Drucklinien entsprechen, so sind im vorliegenden Falle die die Haut durchziehenden Muskelketten in die Linien stärkster Zugwirkung gelegt. Alle diese Zugfasern bilden ein Netz, in dessen Knotenpunkten die einzelnen Federn stehen. Der von einer Feder ausgeübte Zug wirkt infolge dieser Einrichtung nicht allein auf die den Follikel umgebende Haut, sondern wird durch die Fasern des Netzes auf eine große Hautfläche verteilt. Damit ist aber das erreicht, was wir oben als eine einzige Möglichkeit zur Kompensation

der Belastung durch die Federn erkannt haben: Die Haut ist zu einer zugfesten Unterlage geworden, indem sie nach dem Minimum-Maximum-Prinzip verstärkt, d. h. mit einem Minimum von Materialaufwand zur höchsten mechanischen Leistungsfähigkeit gebracht worden ist.

Der Zweck der geometrischen Anordnung der Federn ist somit die Bildung einer zugfesten, den Anforderungen des Federkleides genügenden Haut. Nur eine Stellung der Federn in kontinuierliche, unter 90° sich kreuzende Reihen ermöglichte es, mit den vorhandenen Mitteln und dem zur Verfügung stehenden Material die Aufgabe in einer so vollkommenen Weise zu lösen.

Die eben nachgewiesene Konstruktion ist am Halse des Nestlings am deutlichsten ausgebildet. Kopf und Hals bilden eine mechanische Einheit, indem ihre Federn in demselben System orthogonaler Trajektorien angeordnet sind. Die Einzelheiten dieses Kurvenverlaufs sind schon oben bei der Beschreibung des Nestgefieders geschildert worden. Merkwürdig erscheint bei diesem Verlauf, daß die Kurven alle von dem oralen Rand der Kopfbefiederung ihren Ursprung nehmen, von dort ausstrahlend den Hals umkreisen und sich wieder oralwärts wenden, während am caudalen Halsende keine einzige der bedeutendern Kurven entspringt. Dies erklärt sich daraus, daß die Haut im wesentlichen nur an jenem oralen Rand befestigt ist, während sie auf dem Scheitel und Nacken lose aufliegt und ventral sogar frei aufgehängt ist. Infolgedessen müssen auch die Zugfasern ihre Ansatzstellen an dieser fest mit dem Schädel verbundenen Zone suchen, während die vom Scheitel auf die Ventralseite des Halses herabsteigenden Federreihen einen mehr oder weniger hyperbolischen Verlauf nehmen.

Wie wir schon oben gesehen haben, kann vom Nachweis einer derart umfassenden Geometrisierung beim Erwachsenen keine Rede mehr sein. Nur noch die Konturfedern der Halsseiten lassen sich in Reihen anordnen, in beiden Medianzonen sind die spärlich gewordenen Federn diffus angeordnet.

Von der Rumpfbefiederung des Nestlings haben wir nur das geometrische Schema der Ventralseite gegeben. Da die Federn dieser Seite auf 2 schmale Zonen beschränkt sind, konnten die einzelnen Kurven nur auf kurze Strecken eingetragen werden, obschon auch die außerhalb der spätern Unterfluren liegenden Federn sich mit

Leichtigkeit in das Schema einreihen ließen. Dennoch läßt sich aus den kurzen Federreihen erkennen, welchen Verlauf die Kurven bei einer reichern Befiederung nehmen würden.

Die funktionelle Differenzierung der Rückenfedern ist schon beim Nestling so weit fortgeschritten, daß eine einheitliche Befiederung kaum mehr vorhanden ist. Sie besteht vielmehr aus einzelnen Federkomplexen, die innerhalb ihrer Grenzen wohl Geometrisierung in der Anordnung ihrer Elemente zeigen, sich aber nicht in ein gemeinsames Schema einordnen lassen. Hier ist das eingetreten, was wir oben schon als Möglichkeit zur Festigung eines hochdifferenzierten Federkleides erwähnt haben: die Federn sind auf wenige Stellen der Körperoberfläche beschränkt und bilden dort dichtgedrängte Gruppen, die ihre Stützpunkte zum Teil außer der Haut und unter ihr suchen.

VII. Die Puderdunen von *Ardea purpurea* und ihre Ontogenese.

Die Puderdunen bilden einen so eigenartig spezialisierten Bestandteil des Federkleides und stehen äußerlich so wenig mit dessen übrigen Elementen in Verbindung, daß es gerechtfertigt erscheint, sie gesondert zu betrachten.

Wie schon bei der Schilderung des Gefieders des Erwachsenen betont worden ist, sind die Puderdunenflecke gegen die übrigen Komplexe des Federkleides scharf abgegrenzt und stehen in keiner Weise mit ihnen in Zusammenhang. Ebensowenig war es möglich, irgend welche Übergangsformen zwischen gewöhnlichen Dunen und Puderdunen aufzufinden.

Jede Puderdune besteht aus einem orangegelb gefärbten Stiel und einem äußerst dichten Büschel von neapelgelber Farbe. Letzteres ist am Grunde etwas intensiver gefärbt als an der Spitze. Die Länge des Stiels beträgt 11—13 mm. Davon sind aber 7—8 mm in der Haut verborgen, und nur 4—5 mm ragen frei über sie heraus. Über dem Stiel löst sich die Feder in eine große Zahl äußerst feiner, gleichwertiger Äste auf, welche den etwa 25 mm langen Dunenbüschel bilden.

Bevor wir auf den feinern Bau dieser Federn eintreten, ist es nötig, daß wir uns über ihre Anordnung in den „patches“ orientieren. Wie schon bemerkt wurde, steckt der basale Teil der Puderdune

auf eine Länge von 7—8 mm in der Haut und zwar so, daß ihr Stiel mit der äußern Hautfläche einen Winkel von ca. 30° bildet. Die Haut selbst ist etwa 3 mm dick und besteht aus einem Fettpolster, in welches die Stiele der Puderdunen eingesenkt sind. Sie stehen dabei so dichtgedrängt, daß sie sich teilweise berühren.[1])

Infolge der schiefen Stellung der Puderdunen erhalten wir auf einem Querschnitt durch die Haut auch die Querschnitte dieser Federn und zwar in den tiefern Schichten der Haut diejenigen ihrer Basalteile, in den mehr oberflächlich gelegenen Schichten Schnitte durch höhere Punkte des Stieles. Ein solcher Querschnitt, wie ihn die Fig. O darstellt, orientiert uns also nicht nur über die Stellung und Anordnung der Puderdunen, sondern ermöglicht uns auch das Studium des Baues und des Wachstums dieser Federn.

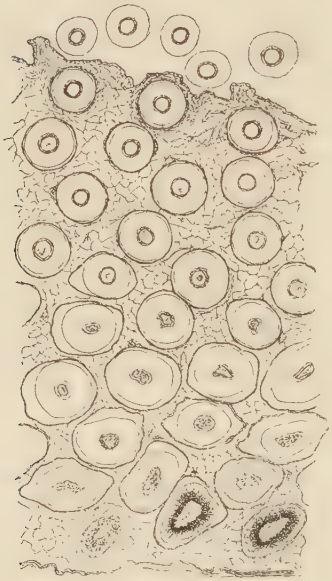

Fig. O. *Ardea purpurea.* Querschnitt durch den thoracalen Puderdunenkomplex. 25 : 1.

Im Folgenden werde ich darauf verzichten, histologische Einzelheiten zu schildern. Die hierher gehörigen Angaben finden sich bei STIEDA und erfahren durch meine Untersuchungen keine wesentlichen Modifikationen.

1) DE MEIJERE beschreibt kleine, astlose Fadenfedern, welche zwischen den Puderdunen von *Ardea cocoi* und *Ardea purpurea* sitzen sollen. Ich habe mir alle erdenkliche Mühe gegeben, diese winzigen Federn aufzufinden, konnte sie aber nirgends entdecken. Sowohl die Untersuchung der von den Dunenbüscheln befreiten „patches" mit der Lupe als auch die genaue Durchsicht der Schnitte durch die Puderdunenkomplexe ergaben durchweg negative Resultate.

Da DE MEIJERE nichts über die Methode mitteilt, mittels welcher er die fraglichen Federn gefunden hat und mir andrerseits ein wohlverarbeitetes Material zur Verfügung steht, das diese Fadenfedern nicht aufweist, so muß ich die Richtigkeit seiner Angaben wenigstens für *Ardea purpurea* bezweifeln.

Der Stiel jeder Puderdune steckt in einem von der Oberfläche der Haut her eingestülptem Schlauch, dem Federbalg. Beim Eintritt des Stieles in das Fettpolster zeigt er einen kreisrunden Querschnitt, in den tiefer gelegenen Schichten der Haut wird er meist unregelmäßig gestaltet. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Follikeln sind mit lockerm Fettgewebe ausgefüllt.

Die Basis der Puderdunen besteht aus lebenden Zellen. Die Querschnitte durch diesen Teil zeigen ein Bild, das im wesentlichen dieselben Züge aufweist wie Querschnitte durch keimende Neoptile. Die Federpulpa erscheint nämlich sternförmig gestaltet, indem die Epidermiszellen sich leistenförmig in sie vorwölben. Diese Leisten sind aber in viel größerer Zahl vorhanden als bei einer Neoptile und sind nur auf den tiefsten Querschnitten zu erkennen. Schon in der zweiten Reihe auf unserer Abbildung sind sie verschwunden, die Pulpa hat sich abgerundet und beginnt bereits sich mit dem Pulpaepithel zu umgeben. Es entsteht nämlich aus den Cylinderzellen der Schleimschicht eine die Pulpa umgebende Hülle, welche also ein Epidermisprodukt ist und nicht von der Pulpa aus gebildet wird. Rings um die Cylinderzellen liegen die aus den intermediären Zellen hervorgehenden Teile der Feder, welche eine völlig homogene Masse bilden und schon in der vierten Reihe unserer Figur völlig verhornt sind. Während dieses Prozesses der Verhornung bilden sich auch die von Stieda als Achsenzylinder beschriebenen, stark lichtbrechenden Punkte, welche durch die ganze, sonst gleichartige Masse verteilt sind. Diese zerfällt dann in kleinere Felder, welche jeweils einen oder zwei dieser Achsenzylinder umschließen.

Der freie Teil der Puderdune besteht nach Stieda aus einer großen Anzahl von Fäden, welche einen pinselartigen Büschel bilden. Jeder der Fäden wird von einem Achsenzylinder gebildet, welcher von jener zelligen Hülle umgeben ist, deren Verfall den Puder liefert. Meine ersten Präparate von Puderdunen und auch die Querschnitte schienen diese Beschreibung zu bestätigen, indem ich nur eine große Zahl parallel laufender, fadenförmiger Äste erkennen konnte. Als ich aber Gelegenheit hatte, Puderdunen von *Balaeniceps* zu untersuchen, fiel mir auf, daß bei ihnen jeder Ast mit zweizeilig angeordneten, etwa $^1/_2$ mm langen Strahlen besetzt war. Angesichts der nahen Verwandtschaft der Reiher mit *Balaeniceps* erschien es mir unmöglich, daß diese sekundären Elemente bei diesem wohl ausgebildet sein, jenen aber völlig fehlen sollten. Ich unterzog daher die Dunenbüschel von *Ardea purpurea* nochmals einer genauen Unter-

suchung und fand, daß auch bei dieser Gattung die Äste mit Strahlen besetzt sind. Diese bilden aber meist einen sehr spitzen Winkel mit dem Ast oder liegen ihm völlig an, sodaß es sehr schwer hält, den Zusammenhang der einzelnen Fäden zu erkennen. Meist gelingt es nur an isolierten Aststücken, die Fiederung sichtbar zu machen. Die Länge der einzelnen Strahlen beträgt 1,5 mm und mehr.

Außer dieser Ergänzung habe ich den Angaben Stieda's über den Bau der Puderdunen der Reiher nichts beizufügen. Dagegen sehe ich mich genötigt, die bisherigen Anschauungen über die Natur des von diesen Federn gebildeten Puders zu berichtigen. Stieda hat festgestellt, daß der Zerfall der die Fäden des Dunenbüschels ursprünglich umgebenden zelligen Hülle die fettige Beschaffenheit der Puderdunen bedinge. Nach seinen Befunden gehen diese Zellen nach ihrer Verhornung eine Metamorphose ein, durch welche sie in eine „fettige Substanz" umgebildet werden. Er schließt nämlich aus der Beobachtung, daß die formlose Masse, welche durch Degeneration der zelligen Hülle entsteht, in Äther löslich ist, daß diese „wohl Fett" sei. Etwas vorsichtiger drückt sich Gadow aus, indem er sagt: „Die Zellen der Hülle gehen schließlich eine Metamorphose ein, durch welche sie, wenigstens teilweise, in eine fettige Substanz umgebildet werden. Sie bilden den Puder."

Angesichts dieser etwas unsicher klingenden Angaben glaubte ich es nicht unterlassen zu dürfen, den Puder auf Fette zu untersuchen. Das Material entnahm ich den Brustpuderdunenflecken eines frischen Exemplars von *Ardea minuta*. Die Dunen wurden direkt über der Haut abgeschnitten und in Äther ausgewaschen. Die so dargestellte Lösung ließ ich verdunsten und erhielt einen amorphen weißlichen Rückstand, dem einzelne Bruchstücke von Achsenzylindern beigemengt waren. Diesen Rückstand behandelte ich zunächst mit Osmiumsäure. Es gelang mir aber nicht, auch nur die geringste Schwärzung nachzuweisen. Um aber ganz sicher zu sein, wandte ich noch eine Färbungsmethode an und zwar die Färbung mit Scharlach R nach Ehrlich. Aber auch diese Untersuchung ergab ein negatives Resultat, die Puderdunen bilden demnach kein Fett. Genau genommen fühlen sich die Puderdunen auch nicht fettig an, sondern eher wie feines Talkpulver. Wie bei diesem die glatte schlüpfrige Beschaffenheit durch äußerst dünne schmiegsame Krystallschüppchen bedingt wird, so sind es hier feine Hornplättchen, welche sich in großer Zahl von den Federstrahlen ablösen und durch

ihre mechanischen Eigenschaften das Gefühl eines fettigen Pulvers hervorrufen.

Aus dem Studium der postembryonalen Entwicklung der Puderdunen ergeben sich keine wesentlichen Aufklärungen über die Natur dieser Federn und das Zustandekommen ihrer merkwürdigen Anordnung.

Schon bei den jüngsten Nestlingen sind die Keime der Puderdunen in derselben Zahl und derselben Anordnung vorhanden wie beim Erwachsenen. Der Federbalg ist etwa 0,2 mm lang und schräg in die Haut eingesenkt. An seinem Grunde liegt die rundliche bis ellipsoidische Papille, deren Durchmesser etwa 0,09 mm beträgt. Zahlreiche Blutgefäße sowie eine große Zahl reich verästelter Pigmentzellen umspinnen jede einzelne Puderdunenanlage.

Die Puderdunenkeime von Nestling IV zeigen noch dieselbe Differenzierung wie jeder andere Federkeim. Die an der Basis der Federanlage bauchig erweiterte Pulpaanlage ist von den Zellen der Schleimschicht umgeben, welche auf dem Querschnitt radiär angeordnet sind. Auf dem Längsschnitt (vgl. Fig. P) läßt sich in den epithelial angeordneten, an die Pulpa stoßenden Zellen bereits die Cylinderzellenschicht erkennen. Die gesamte Federanlage ist etwa 0,8 mm tief in die Haut eingesenkt, welche bereits entsprechend dieser Länge durch eingelagertes Fett verdickt ist. Die Entstehung des etwa 3 mm dicken Fettpolsters des Erwachsenen scheint dagegen erst in die letzte Zeit der postembryonalen Entwicklung zu fallen, da es sich bei keinem der mir zur Verfügung stehenden ältern Stadien findet. Auch phylogenetisch scheint es ein relativ neuer Erwerb von *Ardea purpurea* zu sein, da es den übrigen von mir untersuchten Reiherformen fehlt.

Unsere Auffassung der Puderdunen, wie sie sich aus den obigen Betrachtungen ergibt, ist kurz folgende:

Die Puderdunen von *Ardea purpurea* sind funktionell und morphologisch hoch spezialisierte Federn, die in keinem nachweisbaren äußern Zusammenhang mit den übrigen Federformen stehen. Hingegen lassen sie sich unter Berücksichtigung ihrer Genese auf ein Entwicklungsstadium zurückführen, das allen Federn gemeinsam zu sein scheint, nämlich den Zustand, da die Zellen der Schleimschicht sich leistenförmig in die Pulpa vorwölben.

Die Anordnung der Puderdunen in den „patches" bildet eine Reminiscenz an eine frühere allgemeine diffuse Befiederung des

Vogelkörpers oder ist wenigstens ein Beweis dafür, daß das Integument der Vögel die Fähigkeit besitzt, ebensoviele Epidermisprodukte in ebenso dichter Anordnung hervorzubringen wie die Haut der Säugetiere. Andrerseits lehrt uns der Bau dieser Federn, wie weitgehend die Variationen sein können, welche bei prinzipiell gleichem Aufbau und gleicher Genese die äußere Gestalt einer Feder eingehen kann.

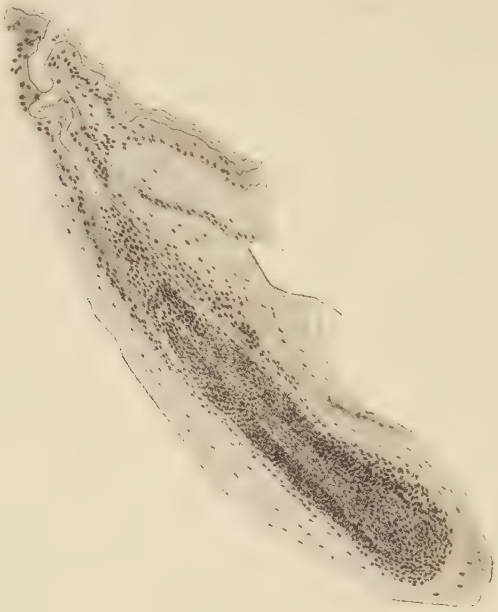

Fig. P. *Ardea purpurea.* Nestling IV.
Anlage einer Puderdune. 120 : 1.

VIII. **Zur vergleichenden Anatomie der Puderdunen.**

Bevor ich die Puderdunen und folglich auch die aus ihnen zusammengesetzten Komplexe des Federkleides mit den übrigen Komplexen vergleichen konnte, sah ich mich genötigt, die Angaben der Autoren aufs neue zu prüfen. Schon oberflächliche Betrachtung weckte den Verdacht, daß in den Puderdunen genannten Federn nicht homologe, sondern analoge Bildungen vorliegen. Daher unterzog ich sie

einer erneuten Prüfung und zwar bei möglichst vielen derjenigen Gattungen, denen Puderdunen zugesprochen werden.

Schon Nitzsch macht in seiner Pterylographie umfassende Mitteilungen über die Puderdunen. In Kapitel 7 definiert er diese Gebilde als Dunen, deren Schaft an seinem untern Ende niemals fertig wird, sondern vielmehr beständig aus dem bleibenden Balge hervorwächst, während die obern Enden der Äste abgestoßen werden. Er faßt sie als „Secretionsorgane" auf. In der Folge zählt er die Gattungen auf, bei denen er Puderdunen nachweisen konnte, und beschreibt im speziellen Teil seines Werkes die einzelnen Vorkommnisse dieser merkwürdigen Federn genau.

Nach Nitzsch waren es zunächst A. D. Bartlett, Sclater, Murie und E. Bartlett, die unsere Kenntnis der Puderdunen erweiterten. Die Zahl der Vögel, denen Puderdunen zugeschrieben wurden, wurde durch die genannten Autoren um einige Arten vermehrt, doch beschränkten sie sich durchgehend darauf, aus der Anordnung dieser a priori für homolog gehaltenen Federn taxonomische Folgerungen zu ziehen. Am weitesten ging in dieser Betrachtungsweise Murie, indem er in seiner Arbeit: „On the dermal and visceral structures of the Kagu, Sun-bittern and Boatbill" die Puderdunen sämtlicher Vögel auf ein Schema zurückzuführen suchte. Wo irgend bei Vögeln „powder-down-patches" sich finden, sollen sie Modifikationen einer allgemeinern Bedeckung mit Puderdunen sein, wie sie *Rinochetus* aufweist. „They occupie in all birds, where present, different areas referable to a type whereof the Kagu affords a well developed example." Es ist für die Angaben der eben erwähnten Autoren charakteristisch, daß wir über den Bau der Puderdunen gar nichts erfahren. Murie erwähnt mehrmals die merkwürdige mikroskopische Struktur der Puderdunen von *Rhinochetus*, beschränkt sich aber im übrigen darauf, eine Abbildung einer solchen Feder zu geben, die infolge ihrer Ungenauigkeit völlig wertlos ist.

Die erste Kenntnis vom feinern Bau der Puderdunen verdanken wir Stieda. Nach ihm besteht die Puderdune einer Rohrdommel aus einem „Schaft" und einem pinselartigen Büschel. Der histologische Bau dieser Teile wird genau geschildert. Das wichtigste Ergebnis der Arbeit ist die Tatsache, daß „der Zerfall der die Fäden des Büschels ursprünglich umgebenden zelligen Hülle die fettige Beschaffenheit der Puderdunen bedingt."

Außer diesem Autor hat sich kein Forscher mit dem Bau und der Entwicklung der Puderdunen beschäftigt. Fürbringer bemerkt

darum mit Recht, daß „eine breitere systematische Verwertung dieses Merkmals erst dann auf sichere Erfolge rechnen dürfte, wenn die Natur und die morphologische Entwicklung dieser Puderdunen mit Rücksicht auf ihre primäre oder sekundäre Bedeutung aufgeklärt worden sei".

In einem gewissen Gegensatz zu den bisher genannten Autoren und speziell zu MURIE stellt sich GADOW. Ihm ist es „wahrscheinlich, daß typische Dunen zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Vogelgruppen in Staubdunen umgewandelt werden konnten".

Ich muß mir begreiflicherweise versagen, die Puderdunenfrage umfassend zu behandeln, da mir sowohl durch den allgemeinen Rahmen meiner Arbeit als auch durch das mir zur Verfügung stehende Material Beschränkung auferlegt war.

Herr Dr. F. SARASIN hatte die Güte, mir eine Anzahl teils unausgestopfter, teils demontierter Bälge aus der Sammlung des Basler Museums zu überlassen, sodaß ich Gelegenheit hatte, mich über die wichtigsten Formen der Puderdunen zu orientieren.

Mein Material bestand aus Bälgen folgender Vögel:

Ardea purpurea
Ardea goliath
Ardea cinerea
Ardea minuta
Ardea egretta
Nycticorax griseus
Balaeniceps rex
Rhinochetus jubatus
Mesites variegatus
Tinamus major
Tinamus tao
Rhynchotus rufescens
Circus aeruginosus
Elanus hypoleucus
Gypaëtos barbatus
Cacatua galerita
Cacatua sulfurea
Podargus strigoides
Leptosoma discolor
Artamus leucogaster

Die Puderdunen der von mir untersuchten Ardeiden stimmen in ihrem Bau im wesentlichen überein. Die einzigen Differenzen,

die mir zu Gesicht gekommen sind, finden sich an den Strahlen. Ihre Länge beträgt nämlich bei *Ardea purpurea*, *A. cinerea* und *Nycticorax griseus* 1—1,5 mm, bei *Ardea egretta* 1,5—2 mm und bei *Ardea minuta* etwa 2 mm. Als aberrante Form erwies sich auch in dieser Hinsicht *Balaeniceps*. Die Strahlen der Puderdunen sind bei ihm nur etwa 0.4 mm lang, dicker als bei den *Ardeinae* und viel stärker pigmentiert. Äußerlich bieten die Puderdunen dieses Vogels denselben Anblick wie die des grauen Reihers.

Über *Ardea goliath* findet sich in dem Album: Lebende Bilder aus dem Reiche der Tiere, herausgegeben von Dr. L. Heck folgende Notiz: „Dafür hat der Riesenreiher aber einen andern, ganz eigen-eigenartigen und nur ihm allein zukommenden Hochzeitsschmuck: Vier lange blaßgelbe Dunenquasten, die ihm, je zwei und zwei, von der Unterbrust und dem Bauche, vor dem Ansatz der Beine herabhängen und zuerst von Lichterfeld im Jahre 1874 an einem Exemplar des hiesigen [Berliner] Gartens beobachtet wurden. Bei unserm derzeitigen Riesenreiher, den ich doch auch nun schon 6 Jahre pflege, habe ich bis jetzt vergeblich auf die Entwicklung der Schmuckquasten gewartet."

Als mir diese Stelle zu Gesicht kam, dachte ich sofort an die Puderdunen. Das von mir untersuchte Exemplar von *Ardea goliath* besaß die typische Brustbefiederung der *Ardeinae*, es sind demnach außer den Puderdunen gar keine andern Federn vorhanden, welche einer so eigenartigen Differenzierung fähig sind. Meine Vermutung wurde noch bekräftigt, als ich die Abbildung des Vogels in Brehm's Tierleben zu Gesicht bekam, die von G. Mützel nach dem Leben gezeichnet und mit der Jahreszahl 1874 versehen ist, also jedenfalls das in obigem Zitat erwähnte Exemplar des Berliner Zoologischen Gartens darstellt. Das Tier trägt auf diesem Bild 2 breite, schürzenartige Federbüschel, von denen eins von der Brust herunterhängt, während das zweite die Unterschenkel völlig verdeckt. Diese beiden Paare von Dunenquasten können nur die verlängerten pectoralen und inguinalen Puderdunen sein, die in diesem bis jetzt einzig dastehenden Fall ein weit über das gewöhnliche Maß hinausgehendes Wachstum erfahren haben. Es scheint, daß die lumbalen Puderdunen an dieser Hypertrophie nicht teilgenommen haben, da keine Angabe über eine außergewöhnliche Länge der Federn dieses Komplexes vorliegt.

Die Puderdunen der Brust, welche ich untersucht habe, sind gleichgebaut wie die des Purpurreihers, unterscheiden sich aber

von ihnen durch ihre größere Länge. Die einzelnen Federn sind fast in ihrer ganzen Länge von der Federscheide umschlossen und an den Enden nur wenig aufgesplittert, sodaß sie nicht ein weiches flaumiges Polster bilden wie bei *Ardea purpurea* oder *A. cinerea*, sondern eher das Aussehen von straffen Haaren haben. Der ganze Komplex macht dabei den Eindruck eines nur noch in Rudimenten vorhandenen Organs, indem nur seine obere Hälfte einigermaßen intakt ist und die beschriebenen Eigenschaften aufweist. Es ist also sehr wohl möglich, daß die Puderdunen des Goliathreihers zu Schmuckfedern spezialisiert sind und nur zeitweise zu ihrer maximalen Länge heranwachsen.

Rhinochetus jubatus: Die Federn, welche die von MURIE beschriebenen patches bilden, sind einfache schwarze Pinseldunen von ca. 2 cm Länge. Sie bestehen aus etwa 30 gleichwertigen Ästen, die sich zu einer 1 mm langen hohlen Spule zusammenschließen. Im Innern der Spule sind deutlich mehrere Kappen der Federseele sichtbar (vgl. Fig. Q).

Fig. Q.
Rhinochetus jubatus.
Basis einer Puderdune.
40 : 1.

Jeder Ast ist mit zweizeilig angeordneten Strahlen besetzt, die an seiner Basis auf eine Strecke von $^1/_2$ mm fehlen. Die Strahlen zeigen in regelmäßigen Abständen schwarz pigmentierte Anschwellungen, die nach vorn in 2 Spitzen auslaufen.

Daß eine so gebaute Feder kein Dauerwachstum besitzt, bedarf wohl keiner weitern Begründung; das Vorhandensein einer hohlen Spule würde allein schon beweisen, daß diese Feder ein fertiges Gebilde darstellt, das als solches nicht weiter wachsen kann.

MURIE hat in der oben zitierten Arbeit die Puderdunen definiert und zwar nach NITZSCH als echte Dunen mit Dauerwachstum. Obschon NITZSCH *Rhinochetus* gar nicht gekannt hat, schreibt MURIE diese Eigenschaften auch den Puderdunen des von ihm untersuchten Vogels zu, ohne sich von ihrem tatsächlichen Vorhandensein zu vergewissern. Der Bau dieser Federn erlaubt aber gar keine Gleichstellung mit andern Staubdunen und noch viel weniger einen Vergleich der von ihnen gebildeten „patches" mit den Puderdunenflecken anderer Vögel.

Mesites variegatus: Die Beschreibung der Pterylose dieses Vogels durch Forbes enthält nur Angaben über die Lage der Puderdunenflecke, sodaß es jedenfalls gerechtfertigt ist. einige wenn auch sehr unvollkommene Angaben über den Bau dieser Federn hier aufzuführen.

An einem ausgestopften Exemplar des Basler Museums war es mir möglich, durch vorsichtiges Sondieren des Gefieders den scapularen Puderdunenkomplex zu Gesicht zu bekommen. Die Puderdunen waren an ihrer gelblich-weißen Farbe, die sich aus dem Rostrot des äußern Gefieders deutlich heraushob, leicht kenntlich. Der ganze Komplex schien eng begrenzt zu sein und bestand aus etwa 20 mm langen. dicht nebeneinanderstehenden Dunen, deren unterer Teil in einer graulichen Federscheide steckte. Er erinnerte in seiner äußern Erscheinung ganz an die Puderdunenflecke von *Artamus leucogaster* oder von *Circus aeruginosus* (s. unten). Jedenfalls muß betont werden. daß man die Puderdunen von *Mesites* auf den ersten Blick als solche erkennt, was von den als Puderdunen angesprochenen Federn des Kagu nicht gesagt werden kann. Die mikroskopische Untersuchung eines Dunenbüschels ergab, daß es von einer großen Anzahl äußerst feiner Äste gebildet wird, die am Grunde von der Federscheide umschlossen werden. Sie sind in dem Teil des Büschels, welcher über die Haut hinausragt, gleichwertig; ihr Verhalten an der Federbasis konnte an dem zur Verfügung stehenden Material nicht beobachtet werden. Die Äste sind mit zweireihig angeordneten, haarartig feinen Strahlen besetzt, die 1,5—2 mm Länge besitzen und in regelmäßigen Abständen pigmentierte Stellen aufweisen. In bezug auf Feinheit und Pigmentierung erinnern die Strahlen am ehesten an diejenigen von *Ardea minuta.*

Tinamidae: Über die Puderdunen dieser Vögel konnte ich mir leider nicht Klarheit verschaffen. Nach Nitzsch fassen sie die Verbreiterung des hintern Teiles der Rückenflur ein und sind „in die Lücken der Konturfedern hineingeschoben, sodaß man bei *Crypturus* an diesen Stellen wahre Dunen zwischen den Konturfedern findet . . ." Ich fand nun allerdings an den bezeichneten Stellen „wahre Dunen". deren basaler Teil noch von der Federscheide umhüllt war. Diese Federn besitzen aber einen kräftigen Schaft sowie einen wohl entwickelten Afterschaft, werden also wohl gewöhnliche Dunen sein. die sich noch nicht entfaltet haben. Wirkliche Puderdunen bekam ich beim Durchsuchen des Gefieders nicht zu Gesicht.

Circus aeruginosus: Die lateral vom Rückenteil der Spinalflur einen größern Komplex bildenden Puderdunen sind weiß, an der Basis leicht gelblich gefärbt. Die einzelne Dune besteht aus einer großen Zahl von gleichwertigen Ästen, die an der Basis von der Federscheide zusammengefaßt werden und sich um das keulenförmige, aus mehreren Segmenten bestehende Pulpaepithel herumlegen. Eine eigentliche Spule, d. h. ein Hohlzylinder, der an seinem obern Ende in die Äste übergeht, findet sich nicht, sondern die letztern gehen unmerklich in die noch undifferenzierte Federbasis über.

Die Äste tragen bis zur Spitze Strahlen, die etwa 0,7—1 mm lang, äußerst fein und zart sind, völlig farblos und nur wenige kaum erkennbare Wimpern zeigen.

Da die Federäste keinerlei Abschluß an ihrer Basis erkennen lassen, so ist Dauerwachstum bei dieser Puderdune nicht ausgeschlossen. Sicher ließe es sich aber nur nachweisen an frischem oder gut konserviertem Material.

Nach demselben Schema ist die Puderdune von *Elanus hypoleucus* gebaut. Sie unterscheidet sich von der vorigen Form nur durch die etwas dickern Strahlen.

Gypaëtos barbatus: Über die Puderdunen dieses Vogels finden sich in der Literatur Angaben, welche ihnen die Bedeutung primitiver Organe zuschreiben möchten, aber dabei eine gewisse Unsicherheit verraten. Bei Gadow heißt es: „*Gypaëtos* soll einzeln zerstreute Puderdunen besitzen, dieselben aber im Alter verlieren."

Fürbringer erwähnt „die von Nitzsch an *Gypaëtos* gemachte Beobachtung (Mangel der Puderdunen im spätern Alter)" und bemerkt hierzu: „Sollte sich diese Beobachtung in breiterer Weise auch bei andern Puderdunenvögeln bestätigen, so dürfte die primitive Bedeutung der Puderdunen wahrscheinlich gemacht sein."

Meiner Ansicht nach dürfte es kaum geraten sein, auf die Beobachtung von Nitzsch zu viel Wert zu legen, da er in der betreffenden Anmerkung sagt: „Später fand ich bei diesem Vogel keine wirklichen Puderdunen wieder, wenn er also welche hat, so sind sie es wohl nur vorübergehend." Damit bezieht er sich wohl auf seine spätern Beobachtungen und nicht auf Beobachtungen an ältern Exemplaren des Lämmergeiers. Bei der speziellen Besprechung der Pterylose heißt es denn auch: „Daß diese Dunen mit einem gelben Staube, der auch an den Konturfedern des Kopfes und Halses als ein hauchartiger Überzug wahrgenommen wird, abfärben, ver-

anlaßte mich, sie für Puderdunen zu halten, was sie indes nicht zu sein scheinen. Wahre Puderdunenfluren bilden sie gewiß nicht."

Diese Stelle scheint gar nicht beachtet worden zu sein, da die Angaben von Gadow und Fürbringer sich augenscheinlich nur auf das erste der obigen Zitate beziehen. Die speziellen Ausführungen von Nitzsch lassen aber keinen Zweifel übrig, daß ihm die Existenz von Puderdunen beim Lämmergeier nach eingehendem Studium sehr problematisch geworden war und daß er die fraglichen Federn nicht mehr als Puderdunen betrachtete. Ich hatte leider keine Gelegenheit, *Gypaëtos* genauer zu untersuchen. Ich konnte bloß an 2 ausgestopften Exemplaren des Basler Museums konstatieren, daß sich die Dunen des Bauches etwas fettig anfühlen, doch lange nicht in dem Maße wie wahre Puderdunen. In Anbetracht dieser Ungewißheit halte ich es für das Beste, *Gypaëtos* vorläufig von der Liste der Puderdunenvögel zu streichen. Der gelbe Staub, den Nitzsch beobachtet hatte, ist wohl nichts anderes als jener puderähnliche Überzug, den junge Federn oft zeigen. Eine zufällig gemachte Beobachtung an einer Lachtaube (*Turtur risorius*), die doch gewiß niemand im Verdacht hat, Puderdunen zu besitzen, zeigt, wie groß die Menge des die jungen Federn bedeckenden Staubes sein kann. Das Tier flog nämlich zur Zeit der Mauserung eines Tages gegen das geschlossene Fenster, sodaß der Körper heftig gegen das Glas stieß. Zu meiner nicht geringen Verwunderung fand ich nachher an der betreffenden Stelle einen äußerst zierlichen Abdruck sämtlicher Brustfedern, welcher alle Einzelheiten der äußern Federanordnung erkennen ließ und nur durch den von dem aufschlagenden Gefieder zurückgelassenen Staub gebildet wurde.

Cacatua galerita: Die vereinzelt auf den Seiten des Beckens liegenden Puderdunen sind rein weiß gefärbt. Eine große Zahl gleichwertiger Äste bilden einen etwa 2,5 cm langen äußerst dichten Pinsel. Am Grunde stecken sie noch in der gelbbraun gefärbten Federscheide, der Pinsel erscheint darum kurz gestielt. Ein Abschluß der Äste an der Federbasis läßt sich nicht erkennen. Jeder Ast ist mit 2 Reihen dünner, ca. 2 mm langer Strahlen besetzt: diese selbst tragen in regelmäßigen Abständen Wimpern, d. h. 2 nach vorn gerichtete Spitzchen, die an einer Verdickung sitzen. Strahlen und Äste sind völlig unpigmentiert.

Wie bei *Circus*, so ist auch bei diesem Vogel Dauerwachstum der Puderdune wohl möglich.

Dieselben Puderdunen, nur kleiner, fand ich bei *Cacatua sulfurea*.

Podargus strigoides: Die Puderdunenfluren der Gattung *Podargus* wurden von SCLATER beschrieben und vorzüglich abgebildet. Den Bau dieser Federn ließ er aber völlig unberücksichtigt.

Die 4—5 cm lange Puderdune ist aschgrau gefärbt. Sie besteht aus einer größern Zahl von gleichwertigen Ästen, die am Grunde der Feder auf eine Länge von etwa 2 cm von der Federscheide umschlossen werden und auf ihrer ganzen Länge, soweit sie sich in den Stiel hinein verfolgen lassen, mit Strahlen besetzt sind. Im Innern des Stieles, von den aneinander liegenden Ästen rings umgeben, liegt das verhornte Epithel der Pulpa, einen fein gerillten Cylinder bildend.

Die in 2 Reihen am Aste angeordneten Strahlen sind etwa 2 mm lang und in regelmäßigen Abständen mit rhombischen, dunkel pigmentierten Verdickungen besetzt, die in einzelnen Fällen nach vorn in 2 Spitzchen auslaufen. Da die Äste an der Basis nicht abgeschlossen sind, so ist bei dieser Feder fortwährendes Wachstum sehr wohl denkbar.

Artamus leucogaster: Die aschgrau gefärbte Puderdune besitzt einen dünnen Schaft, an dem die Äste in großer Zahl zweizeilig angeordnet sind. An der Basis verbreitert sich dieser Schaft in der Art, wie es die Fig. R zeigt. Fig. S gibt die Anordnung der Äste schematisch wieder. In Wirklichkeit sind deren ungleich mehr vorhanden.

Die Basis der Feder steckt auf eine Länge von etwa 8 mm in der Federscheide, während die obern Teile des Schaftes und der Äste sich anscheinend pinselförmig ausbreiten. Abgesehen von der Größe ist darum der äußere Anblick der Puderdune ganz derselbe wie bei *Podargus*.

Aus der Mitte des Stieles ragt das Pulpaepithel hervor als ein mehr oder weniger keulenförmiges Gebilde, das aus mehreren Segmenten besteht.

Die sehr feinen, bis 1,2 mm langen Strahlen stehen zweizeilig an den Ästen angeordnet. Nur an ihrer Basis fehlen sie auf einer ganz kurzen Strecke. Sie tragen in regelmäßigen Abständen längliche schwarze Knötchen, welche den ersten Strahlen über der Basis und den letzten an der Spitze des Astes fehlen.

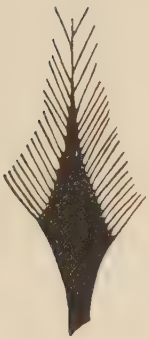

Fig. R.

Fig. S.

Fig. R. *Artamus leucogaster*. Basis des Schaftes einer Puderdune. Stark vergrößert.

Fig. S. *Artamus leucogaster*. Schema der Anordnung der Äste einer Puderdune. *a* Schaft. *b* Pulpaepithel.

Bei dieser Feder ist Dauerwachstum beinahe ausgeschlossen, jedenfalls aber höchst unwahrscheinlich.

Leptosoma discolor: Die grau gefärbten etwa 1,5 cm langen Puderdunen sind schon äußerlich leicht kenntlich, da sie die charakteristische Form der in ihrer untern Hälfte von der Federscheide umgebenen Pinseldune besitzen. Die Äste sind in dem über der Hautoberfläche liegenden Teil des Büschels gleichwertig, mit zweireihig geordneten Strahlen besetzt und gleichen am ehesten denjenigen der Puderdunen von *Balaeniceps*. Sie unterscheiden sich von diesen durch die scharf umgrenzten elliptischen Pigmentknötchen der Strahlen.

Mehr konnte an diesem Vogel nicht beobachtet werden, da mir nur ausgestopfte, montierte Exemplare zur Verfügung standen.

Ich bin mir nun wohl bewußt, daß diese wenigen Notizen keinerlei Anspruch darauf erheben können, die Frage nach der genetischen Bedeutung der Puderdunen zu lösen. Sie werden aber wohl genügen, um den Begriff der Puderdunen in einem andern

Lichte als bisher erscheinen zu lassen. Ich möchte für die Zukunft folgende Definition dieser Federn vorschlagen:

Puderdunen sind eigentümlich spezialisierte Dunen, die einen Staub von talkartiger Beschaffenheit bilden, deren Funktion derjenigen der Bürzeldrüse analog zu sein scheint, die aber unter sich nicht verwandt sind.

Mehr allen Puderdunen gemeinsame Charaktere sind vorläufig nicht bekannt. Ob der Puder immer auf die gleiche Weise (durch Degeneration einer die Strahlen ursprünglich umgebenden Zellenhülle) entsteht, kann ich nicht entscheiden.

Die Puderdunen zeigen die mannigfaltigsten Differenzen in ihrem mikroskopischen Bau, in ihrer äußern Gestalt und in ihrer Anordnung. Meist treten sie in der Form einer Pinseldune, d. h. einer Feder mit gleichwertigen Ästen auf, doch finden sich auch Puderdunen mit einem Schaft. Einzelne scheinen während längerer Zeit weiter zu wachsen, bei andern ist augenscheinlich kein Dauerwachstum vorhanden.

Puderdunen treten an verschiedenen Stellen des Vogelstammes auf, sowohl bei zentral stehenden Formen als auch an der Peripherie bei hochspezialisierten Gruppen. Wie schon GADOW bemerkt, sind diese Vögel in keiner Weise miteinander verwandt; die einzelnen Vorkommnisse von Puderdunen stellen darum ganz isolierte Erscheinungen dar, die infolge der gleichen Funktion auch scheinbare Übereinstimmung in Bau und Anordnung zeigen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die vorstehenden Untersuchungen haben ergeben:

1. Die Proportionen der Körperteile von *Ardea purpurea* erfahren während der postembryonalen Entwicklung mehrfache Verschiebungen. Diese werden durch bedeutende Differenzen im Wachstum der einzelnen Körperregionen hervorgerufen und betreffen hauptsächlich die Abschnitte der Wirbelsäule, die speziellen Proportionen des Kopfes und die Extremitäten.

2. Im Vergleich zu diesen Wachstumserscheinungen sind die bei *Ardea cinerea* und *Nycticorax griseus* festgestellten in den meisten Beziehungen zwar gleich, aber doch so verschieden, daß aus ihnen die Zugehörigkeit der Nestlinge zu verschiedenen Species sich feststellen läßt.

3. Das Wachstum der Füße ist nicht regelmäßig progressiv, sondern im Zusammenhang mit der Lebensweise der Reihernestlinge in eine relativ frühe Entwicklungsperiode verlegt und außerdem bei den verschiedenen Genera verschieden.

4. Die Entwicklung der Fußbeschuppung fällt in eine relativ frühe Periode des postembryonalen Lebens und führt bei ältern Nestlingen zu einer Ausbildung der Konfiguration des Schuppenkleides, die für *Ardea purpurea* wenigstens während des ganzen Lebens beibehalten wird.

5. Die Pterylographie hat sich bisher mit nicht genügend genauen Darstellungen des Tatbestandes begnügt. Es wurde in dieser Arbeit versucht, diesem Mangel an Genauigkeit für *Ardea purpurea* abzuhelfen und damit ein einwandfreies Vergleichsobjekt für weitere Untersuchungen zu schaffen.

6. Die Pterylographie hat bisher nur im Dienste der Klassifikation gestanden und war daher darauf gerichtet, möglichst viele Unterscheidungsmerkmale zwischen den einzelnen Formen herauszuarbeiten. In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, das Federkleid von *Ardea purpurea* nach genetischen Gesichtspunkten zu betrachten.

7. Eine methodisch durchgeführte Darstellung des Federkleides in Verbindung mit einer genetischen Auffassung desselben läßt die Unterscheidung von Fluren und Rainen als eine solche von zweifelhaftem Wert erscheinen.

8. Das Studium der Ontogenie ergab, daß das Federkleid in der postembryonalen Entwicklung relativ gleich bleibt. Die Unterschiede zwischen dem Nestlingskleid und dem erwachsenen Federkleid lassen sich größtenteils aus der verschiedenen Lebensweise und aus der Wachstumsphysiologie der Körperproportionen deuten. Nur wenige Eigenschaften des Nestkleides weisen auf die Geschichte des Federkleides von *Ardea purpurea* hin.

9. Die postembryonalen Veränderungen des Federkleides, welche sich genealogisch begründen lassen, deuten auf eine Abstammung von Formen, welche ein sowohl an Zahl der Federn reicheres als an Differenzierung seiner Elemente weniger spezialisiertes Gefieder besessen haben.

10. Die Stellung der Federn in jenen Komplexen, die noch wenig differenziert oder aus gleichartigen Elementen zusammengesetzt sind, ist eine streng geometrische, indem sie in kontinuierliche, unter 90°

sich kreuzende Reihen angeordnet sind. Der Zweck dieser Anordnung ist die Kompensation der vom Federkleid auf die Haut ausgeübten Zugkraft durch Bildung einer zugfesten Unterlage.

11. Beim Nestling tritt diese Geometrisierung trotz der noch mangelnden Ausbildung des Gefieders in reicherm Maße auf als beim Erwachsenen. Die Reiher dürften demnach von Formen mit allgemein geometrisierter Federstellung abstammen.

12. Die Puderdunen von *Ardea purpurea* sind prinzipiell gleich gebaut wie andere Federn, gehören aber trotz ihrer primitiven Anordnung in bezug auf äußere Gestalt und Funktion zu den höchstspezialisierten Integumentalgebilden der Vögel.

13. Die anhangsweise durchgeführte Vergleichung der Puderdunen einer großen Zahl verschiedener Vögel ergab, daß diese Federn nicht homologe, sondern nur analoge Bildungen darstellen, die nicht unter sich in genetischem Zusammenhang stehen.

Suchen wir die festgestellten Tatsachen zu einem Gesamtbilde zu vereinigen, so stellt sich für uns die Genese eines hochdifferenzierten Federkleides, wie es *Ardea purpurea* besitzt, folgendermaßen dar:

Aus einer ursprünglichen Körperbedeckung mit diffuser Anordnung der Integumentalgebilde entwickelte sich das primäre Federkleid der Vögel. Dieses zeichnete sich aus einmal durch die noch mangelnde Differenzierung seiner Elemente, indem Konturfedern und Dunen sich noch nicht unterscheiden ließen, dann aber durch die Anordnung dieser Elemente in Kurven, die sich rechtwinklig kreuzten. Eine derartige Geometrisation der Körperoberfläche ist aber der Ausdruck für eine gewisse Erstarrung der Form, wie sie bei völlig ausgebildeten Typen auftritt, deren Formen gemäß gemeinsamen Gestaltungsprinzipien nur wenige Abweichungen von einem allgemeinen Schema aufweisen. Die Entstehung der primären geometrisierten Pterylose ist daher in jene Zeit zu verlegen, da der Vogeltypus endgültig fixiert wurde.

Aus diesem primären Federkleid entstand die heutige, durch weitgehende Differenzierung ihrer Elemente charakterisierte Pterylose, indem zunächst die Aufgabe der äußern Körperbedeckung auf bestimmte Gruppen von Federn beschränkt wurde. Diese entwickelten sich zu Konturfedern, welche zugleich auch für die Bedeckung des Körpers in den ersten Zeiten des postembryonalen Lebens sorgten, indem sie vor ihrer definitiven Ausbildung in Form von Neoptilen auftraten. Aus dieser Spezialisierung ergab sich ohne weiteres, daß

die übrigen Federn in den Hintergrund gedrängt und teilweise, wenigstens in bezug auf ihre Zahl, reduziert wurden. Die geometrische Anordnung der Federn wurde durch diese Prozesse zerstört, da die Dunen ihrer nicht mehr bedurften und deshalb eine sekundär diffuse Gruppierung annahmen. Sie blieb nur noch in den aus gleichartigen Elementen gebildeten Konturfederkomplexen erhalten.

Literaturverzeichnis.

1. NAUMANN, J., Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, 2. Aufl., Vol. 9, 1838.
2. NITZSCH, CHR. L., Pterylographie, herausgegeben von H. BURMEISTER, 1840.
3. BARTLETT, A. D., Notes on the affinities of Balaeniceps rex, in: Proc. zool. Soc. London 1860.
4. —, On the affinities of Balaeniceps, ibid., 1861.
5. —, Notes on the habits and affinities of the Kagu (Rhinochetus jubatus), ibid., 1862.
6. SCLATER, P. L., On the structure of Leptosoma discolor, ibid., 1865.
7. —, Additional notes on the Caprimulgidae, ibid., 1866.
8. MURIE, J., On the dermal and visceral structures of the Kagu, Sun-bittern and Boatbill, in: Trans. zool. Soc. London, 1867.
9. STIEDA, L., Ueber den Bau der Puderdunen der Rohrdommel, in: Arch. Anat. Physiol., 1870.
10. MURIE, J., Additional notes concerning the powder-downs of Rhinochetus jubatus, in: Proc. zool. Soc. London, 1871.
11. BARTLETT. E., Remarks on the affinities of Mesites, ibid., 1877.
12. PAGENSTECHER, A., Allgemeine Zoologie: Die äusseren Bedeckungen. Vol. 4, 1881.
13. FORBES, W. A., Description of the pterylosis of Mesites, with remarks on the position of that genus, in: Proc. zool. Soc. London, 1882.
14. BREHM, A. E., Tierleben, 2. Aufl., 1882.
15. ROUX, W., Structur eines hochdifferenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin), in: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Vol. 1, No. 7, 1883.

16. Vian, J., Monographie des poussins des oiseaux d'Europe qui naissent vêtus de duvet, in: Bull. Soc. zool. France, 1886/88.

17. Fürbringer, Max, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, in: Bijdragen Dierkunde, Vol. 15, 1888.

18. Studer, Th., Embryonalentwicklung der Vögel, in: Forschungsreise Gazelle 1874—1876, Teil 3, 1889.

19. Davies, H. R., Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889.

20. Gadow, H., Vögel, in: Bronn, Klass. Ordn. Tierreich, Vol. 6, Abt. 4, 1891.

21. de Meijere, J. C. H., Ueber die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 23, 1895.

22. Keibel, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder, in: Ergebn. Anat. Entw., 1896.

23. Burckhardt, R., Der Nestling von Rhinochetus jubatus, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 77, 1900.

24. —, Der Nestling von Psophia crepitans und das Jugendkleid von Rhinochetus jubatus, ibid., Vol. 79, 1901.

25. Scherren, H., Linnaeus and Hunter on feather-tracts, in: Proc. zool. Soc. London, 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Ardea purpurea. Nestling I. Nat. Gr.

Tafel 2.

Ardea purpurea. Nestling II. Schema der Pterylose. Nat. Gr.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Ardea purpurea

Dorsalseite.

lerylose in natürlicher Grösse.

mit Neoptilen.

n Jena.

Lith. Anst. v. Emil Schaal Jena.